

SÉRIE A, N° 341

N° D'ORDRE :

365

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

M. YEN Wen-Yu

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SYSTÉMATIQUES, BIOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES SUR LES USTILAGINÉES DE CHINE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le mai 1937 devant la Commission d'examen.

26 MAI 1937

MM. GUILLIERMOND *Président.*

COMBES

PLANTEFOL

} *Examineurs.*

PARIS - 1937

SÉRIE A, N° 341

N° D'ORDRE :

365

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

M. YEN Wen-Yu

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SYSTÉMATIQUES, BIOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES SUR LES UTILAGINÉES DE CHINE.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le mai 1937 devant la Commission d'examen.

26 MAI 1937.

MM. GUILLIERMOND *Président.*

COMBES

PLANTEFOL

} *Examineurs.*

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire . . . M. MOLLIARD.
Doyen C. MAURAIN, Professeur, Physique du Globe.

Professeurs honoraires	H. LEBESGUE.	PÉCHARD.	MARCHIS.
	A. FERNBACH.	FREUNDLER.	VESSIOT.
	Emile PICARD.	AUGER.	PORTIER.
	Rémy PERRIER.	BLAISE.	MOLLIARD.
	Léon BRILLOUIN.	DANGEARD.	LAPICQUE.
	GUILLET.	LESPIEAU.	

PROFESSEURS

G. BERTRAND	T	Chimie biologique.	ROBERT-LÉVY	T	Physiologie comparée.
M. CAULLERY	T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	F. PICARD	T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
G. URBAIN	T	Chimie générale.	Henri VILLAT	T	Mécanique des fluides et applications.
Emile BOREL	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	Ch. JACOB	T	Géologie.
Jean PERRIN	T	Chimie physique.	P. PASCAL	T	Chimie minérale.
H. ABRAHAM	T	Physique.	M. FRÉCHET	T	Calcul différentiel et calcul intégral.
E. CARTAN	T	Géométrie supérieure.	E. ESCLANDON	T	Astronomie.
A. COTTON	T	Recherches physiques.	M ^{me} RAMART-LUCAS . .	T	Chimie organique.
J. DRACH	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	H. BÉGHIN	T	Mécanique physique et expérimentale.
Charles FABRY	T	Enseignement de Physique.	FOCH		Mécanique expérimentale des fluides.
Charles PÉREZ	T	Zoologie.	PAUTHENIER		Physique (P.C.B.).
Léon BERTRAND	T	Géologie structurale et géologie appliquée.	DE BROGLIE	T	Théories physiques.
E. RABAUD	T	Biologie expérimentale.	CHRÉTIEN		Optique appliquée.
M. GUICHARD		Chimie minérale.	P. JOB		Chimie générale.
Paul MONTEL	T	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	LABROUSTE		Physique du Globe.
P. WINTREBERT	T	Anatomie et histologie comparées	PRENANT		Zoologie.
L. BLARINGHEM	T	Botanique.	VILLEY		Mécanique physique et expérimentale.
O. DUBOSCQ	T	Biologie maritime.	BOHN		Zoologie (P.C.B.).
G. JULIA	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	COMBES		Physiologie végétale.
C. MAUGUIN	T	Minéralogie	GARNIER	T	Mathématiques générales.
A. MICHEL-LÉVY	T	Pétrographie.	PÉRÈS		Mécanique théorique des fluides.
H. BÉNARD	T	Mécanique expérimentale des fluides.	HACKSPILL		Chimie (P.C.B.).
A. DENJOY	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	LAUGIER		Physiologie générale.
L. LUTAUD	T	Géographie physique et géologie dynamique.	TOUSSAINT		Technique aéronautique.
Eugène BLOCH	T	Physique théorique et physique céleste.	M. CURIE		Physique (P.C.B.).
G. BRUHAT		Physique.	G. RIBAUD	T	Hautes températures.
E. DARMOIS		Enseignement de Physique.	CHAZY	T	Mécanique rationnelle.
A. DEBIERNE	T	Physique générale et Radioactivité.	GAULT		Chimie (P.C.B.).
A. DUFOUR	T	Physique (P.C.B.).	CROZE		Recherches physiques.
L. DUNOYER		Optique appliquée.	DUPONT	T	Théories chimiques.
A. GUILLIERMOND . . .	T	Botanique.	LANQUINE		Géologie.
M. JAVILLIER		Chimie biologique.	VALIRON		Mathématiques générales.
L. JOLEAUD		Paléontologie.	BARRABÉ		Géologie structurale et géologie appliquée.
			MILLOT		Zoologie (P.C.B.).
			F. PERRIN		Théories physiques.
			VAVON		Chimie organique.
			G. DARMOIS		Calcul des probabilités et physique mathématique.

Secrétaire A. PACAUD.
Secrétaire honoraire D. TOMBECK.



A MONSIEUR LE PROFESSEUR A. GUILLIERMOND

Membre de l'Institut

A MONSIEUR ROGER HEIM

mes maîtres

*Hommage de respectueuse
reconnaissance.*



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552024_0007

PRÉFACE

Avant d'exposer les résultats de nos recherches, nous tenons à exprimer ici notre profonde reconnaissance à Monsieur le Professeur A. GUILLIERMOND, membre de l'Institut, qui n'a cessé de nous témoigner son encourageante bienveillance et nous prodiguer ses précieux conseils pour toute la partie de nos études touchant au domaine cytologique.

Notre reconnaissance va aussi particulièrement à notre ancien maître Monsieur LIOU TCHEN-NGO, Directeur de l'Institut de Botanique de l'Académie Nationale de Peiping (Chine), qui a bien voulu nous envoyer les échantillons que nous avons étudiés dans ce travail et a accepté de publier notre mémoire dans sa revue.

Nous tenons à exprimer également notre vive gratitude à Messieurs le Professeur P. ALLORGE et ROGER HEIM, Directeur et sous-Directeur du laboratoire de Cryptogamie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, pour l'accueil si bienveillant qu'ils nous ont réservé dans leur laboratoire où nous avons travaillé régulièrement durant ces cinq dernières années, et grâce auxquels la consultation des riches collections cryptogamiques du Muséum a été pour nous d'un grand secours pour la partie systématique de notre travail. Enfin, M. R. HEIM en voulant bien revoir une grande partie de notre manuscrit et discuter avec nous de certaines de nos observations a droit à nos remerciements les plus vifs.

Ceux-ci vont également à MM. E. FOEX et G. ARNAUD, Directeur et Directeur-adjoint de la Station Centrale de Pathologie végétale à Versailles, qui nous ont autorisé à consulter à diverses reprises l'importante bibliothèque de leur service.

Nous devons aussi nos remerciements à notre camarade M. R. K. SAKSENA, maître de conférences à l'Université de Allahabad (Inde), qui nous a indiqué maintes fois d'excellentes méthodes de technique dont les résultats nous ont donné satisfaction, à M. C. L. SHEAR,

« principal pathologist in charge of Bureau of Plant Industry » du Département d'Agriculture des Etats-Unis, à M. le Docteur E. ULBRICH, Directeur du laboratoire de Cryptogamie du Muséum de Berlin (où nous avons travaillé deux semaines), à MM. VIENNOT-BOURGIN, J. BARTHELET, qui nous ont transmis des échantillons, à Mademoiselle DELAPORTE qui nous a plus d'une fois aidé dans nos travaux cytologiques.

Enfin, nous ne saurions oublier que la Faculté des Sciences de Paris en nous apportant à deux reprises une bourse Arconati-Visconti, le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris en nous octroyant ensuite une bourse de doctorat, ont notablement facilité notre tâche, de même que le Gouvernement de la Province de Shantung qui nous a fait aussi bénéficier d'une bourse. Nous exprimons à ces deux établissements français et au gouvernement provincial chinois toute notre reconnaissance.

INTRODUCTION

I. — HISTORIQUE

Nous avons dû baser les recherches cytologiques et biologiques que ce travail décrit, sur des observations rigoureuses du point de vue systématique. Ainsi avons-nous été amené à préciser de nombreux points d'ordre descriptif qui justifient la rédaction, dans ce mémoire, d'une première partie d'ordre essentiellement taxonomique et floristique, à laquelle s'ajoutent divers précisions anatomiques sur l'ornementation sporale. Ainsi avons-nous pu apporter une contribution nouvelle à l'étude des Ustilaginées chinoises, appartenant à une flore mycologique encore très imparfaitement explorée, surtout en ce qui concerne les champignons parasites des végétaux.

On trouvera réparties au cours de nos études descriptives les données intéressant l'histoire de cette partie systématique, résumées d'autre part à la fin de cet ouvrage.

Grâce au matériel reçu régulièrement de Chine, nous avons pu poursuivre à Paris de nombreux essais de germination des spores à des températures diverses, sur différents milieux artificiels, et ce nouveau matériel vivant nous a permis d'entreprendre des recherches d'ordre cytologique. Nous résumerons ici l'historique des questions relatives à la cytologie et à la sexualité des Ustilaginées.

Le problème de la sexualité des Ustilaginées reste encore, de nos jours, bien discuté. DE BARY (1853) constatait, pour la première fois, que dans plusieurs espèces d'Ustilaginées les anastomoses qui s'opèrent entre les cellules du promycelium ou les sporidies, présentaient des phénomènes sexuels. BREFELD (1883)

montrait au contraire, par la suite, que ces fusions ne représentaient aucune signification de sexualité. P. A. DANGEARD (1893) montrait, par l'étude cytologique des Ustilaginées, que ces anastomoses ne sont pas accompagnées de fusion nucléaire et n'ont, pour cet auteur, aucune relation avec la sexualité. Il a trouvé pourtant une fusion nucléaire dans les jeunes spores pendant que la membrane de celles-ci s'épaississait. Cette fusion nucléaire est considérée comme une véritable fécondation. Après la fusion, la chlamydospore serait une zygote analogue à celle qu'il décrit chez d'autres champignons. Mais cet auteur ne nous a pas montré de quelle manière ni à quel moment apparaissent les premières cellules binucléées.

HARPER (1898) ayant étudié la cytologie de plusieurs espèces d'Ustilaginées (*Ust. Carbo*, *U. Maydis*, *U. antherarum* et *U. Scabiosæ*), a confirmé les observations de DANGEARD : les anastomoses qui se produisent entre les cellules ou entre les sporidies ne sont pas accompagnées de fusion nucléaire et ne représentent, pour cet auteur aussi, aucune signification de sexualité. Tout au contraire, celles-ci sont considérées, par Harper, comme des phénomènes végétatifs qui traduisent simplement une meilleure persistance aux conditions défavorables.

FEDERLY (1904) en réalisant la germination des spores de l'*Ust. Tragopogoni pratensis*, observait, au contraire, que les anastomoses qui se produisent entre les sporidies sont accompagnées d'une fusion nucléaire et équivalent par conséquent à un véritable acte sexuel.

En 1910, GUILLIERMOND émit alors l'hypothèse que les anastomoses des sporidies sont accompagnées d'une fusion des protoplasmes (plasmogamie) dont les deux noyaux des cellules anastomosées s'accoleraient, sans se confondre, et constitueraient un synkaryon jusqu'à la formation des chlamydospores dans lesquelles s'opérerait la fusion nucléaire (caryogamie).

Cette hypothèse était confirmée par LUTMAN (1911) qui en étudiant la cytologie et le développement des Ustilaginées, a observé que dans les *Ust. hordei*, *avenæ* et *levis*, les mycéliums qui végètent dans la plante-hôte, sont toujours à cellules binucléées, tandis que les cellules du promycélium sont uninucléées. Mais

celles-ci s'anastomosent deux à deux et le noyau de l'une des cellules anastomosées s'introduit dans l'autre. Ces deux noyaux s'accolent l'un sur l'autre, mais sans se fusionner, puis la cellule à deux noyaux (dikaryon) ainsi formée donne naissance à un mycélium à cellules binucléées.

RAWITSCHER (1912), confirmant l'hypothèse de GUILLIERMOND, observait que dans *Ustilago Carbo* les cellules du promycélium s'anastomosent en général deux à deux pour constituer une cellule binucléée (dikaryon) qui, en germant, donne naissance à un mycélium à cellules binucléées jusqu'à la formation des chlamydospores dans lesquelles s'opère la fusion des deux noyaux du dikaryon. D'autre part, cet auteur constatait, au contraire, que dans l'*Ust. maydis*, les cellules du promycélium ne s'anastomosent jamais l'une avec l'autre, mais produisent des sporidies uninucléées qui germent toujours isolément. Le stade binucléé chez ce champignon est raccourci : les cellules du mycélium uninucléées voisines se rejoignent, à un certain moment, deux par deux ; la cloison transverse qui les sépare se dissout et les deux noyaux se rapprochent pour former une cellule binucléée ; celle-ci épaisit sa membrane et, après fusion nucléaire, donne naissance à des chlamydospores.

PARAVICINI (1917), de son côté, a signalé que, dans plusieurs espèces d'*Ustilaginées* (*Ust. tritici*, *U. nuda*, *U. dura*, *U. perennans*, *U. hordei*, *U. avenæ*, *U. Vaillantii*, *U. Tragopogoni pratensis*, *U. Scabiosæ*, *U. Scorzonæ*, *U. violacea*, *Till. tritici*, *Ent. calendulæ* et *Uro. violæ*), les anastomoses peuvent se produire soit entre des cellules du promycélium, soit entre des sporidies. Après copulation, le noyau de l'une des cellules anastomosées passe dans l'autre : ainsi les cellules binucléées prennent naissance. De toute façon, les anastomoses présentent, pour cet auteur, un acte sexuel très important.

KNIEP (1921) en faisant des cultures d'une spore isolée de l'*U. violacea*, a trouvé que les sporidies se répartissent en deux groupes à sexes différents. Les deux sporidies à sexes opposés s'anastomosent paire par paire et émettent un mycélium à cellules binucléées qui sont susceptibles d'infecter une plante. Ce fait est confirmé d'une manière très précise par ZILLIG (1921) qui, faisant

des cultures monosporidiales, a observé que les cellules obtenues de la germination d'une sporidie sont incapables de parasiter une plante. Par conséquent la phase diploïde de ce champignon paraît donc seule capable de produire l'infection.

La même année (1921), KNIEP a montré également que, dans l'*Ur. anemones*, le noyau diploïde se divise en quatre dans la spore avec très probablement réduction numérique de chromosomes. En même temps, se produit un promycélium court au sommet duquel se forment trois rameaux dont chacun reçoit un noyau. Alors, le quatrième noyau reste donc dans le promycélium. Les anastomoses s'opèrent entre deux rameaux, et le troisième communique à son tour avec le promycélium qui contient encore un noyau. Après anastomoses, les cellules binucléées sont rétablies.

RAWITSCHER (1914 et 1922) a constaté que, chez *Till. tritici*, la première division nucléaire s'opère généralement à l'intérieur de la spore mais non dans le promycélium ; mais les sporidies qui se forment sur le même promycélium, s'anastomosent toujours deux à deux en vue de produire une cellule à deux noyaux qui devient le point de départ d'un mycélium à cellules binucléées aux dépens duquel se forment, plus tard, des chlamydospores. De plus chez *Cintractia montagnei*, les cellules du promycélium communiquent, par une anastomose d'anse, paire par paire, à la façon de l'*U. nuda*. Dans le *Doassansia sagittariæ*, au contraire, il n'y a pas de copulation entre les cellules du promycélium et les sporidies et par conséquent la phase haploïde devient, pour cet auteur, beaucoup plus longue comme c'est le cas chez l'*U. zeæ*.

BAUCHE (1923) a trouvé que, chez *Ust. longissima* et sa variété *macrospora*, le noyau diploïde se divise, au moment de la germination, dans la spore. Cet auteur a pu observer que, dans l'espèce précédente, la première et la deuxième sporidies renferment deux noyaux alors que les suivantes sont uninucléées. Celles-ci en germant donnent un mycélium multi-cellulaire qui peut produire des sporidies proprement dites. Chez la variété *macrospora*, les sporidies, issues de la spore germante, peuvent émettre directement des sporidies secondaires. De toute façon, l'auteur a observé que, dans ces deux espèces, les cellules binucléées ont leur point de départ dans une anastomose qui s'opère entre les sporidies. En

outre, BAUCHE a trouvé, chez *Ust. longissima*, la forme normale d'hétérothallie et que les sporidies se répartissent en trois groupes dont les anastomoses ont lieu entre deux sporidies appartenant à deux groupes de sexes différents. D'autre part, le même auteur (1925) a pu suivre d'heure en heure, chez *U. bromivora*, tous les stades de la copulation qui se produit entre les sporidies et observer que le protoplasme de l'une des sporidies anastomosées s'introduit complètement dans l'autre.

DICKINSON (1927) a signalé que, dans les *Ust. hordei et levis*, la fusion peut se produire entre deux hyphes uninucléées de sexes différents pour constituer un mycélium à deux noyaux. Ces deux noyaux (A et B) se divisent en 4 ; ceux-ci peuvent se placer, dans le mycélium qui les contient et qui se divise en trois cellules, selon le mode suivant : « A, AB, B ». La cellule uninucléée qui renferme le noyau A ou B, donne de nouveau un mycélium qui se fusionne au contact de l'autre de sexe opposé selon la manière précédente. La même année, SEYFERT (1927) a trouvé, dans *Ust. Vuijckii*, la formation d'anses typiques qui sont complètement analogues à celles qui se produisent chez les Hyménomycètes.

HANNA (1929), étudiant la physiologie et la cytologie des *Ust. zeæ* et *Sorosporium Reiliana* (= *Sphacelotheca Reiliana*), constate que la culture monosporidiale de la première espèce ne produit jamais de tumeurs charbonneuses. Mais le mélange de certaines paires de cultures monosporidiales produit, au contraire, des chlamydospores et des tumeurs. Chez *Sor. Reiliana*, l'hétérothallie a été également observée par cet auteur. Les quatre sporidies qui sont produites par une spore peuvent être considérées comme quatre groupes à sexes différents, ainsi qu'il l'a montré : la jeune plante-hôte (maïs) a été infectée seulement par une combinaison de deux cultures monosporidiales à sexes opposés.

HOLTON (1932 et 1933), de son côté, décrit que dans les *Ust. avenæ* et *levis*, les sporidies ou les cellules du promycélium sont toujours uninucléées. Les sporidies secondaires et les cellules du mycélium de la culture monosporidiale sont également uninucléées. La fusion sporidiale ainsi que l'infection sur la plante-hôte peut avoir lieu lorsqu'on fait une combinaison de deux cultures monosporidiales de sexes différents.

C'est aussi par la culture monosporidiale que FLOR (1931 et 1932) a trouvé, chez *Tilletia tritici*, l'hétérothallie, ainsi que BECHER (1936), qui l'a signalée tout récemment. La culture faite par une combinaison de deux cultures monosporidiales de sexes opposés peut, seule, produire la sporulation, tandis qu'une seule culture monosporidiale n'est jamais susceptible d'infecter une plante.

Enfin, Mademoiselle WANG (1934) nie, par l'étude cytologique de plusieurs espèces d'Ustilaginées, toute signification sexuelle aux anastomoses qui s'opèrent soit entre deux sporidies, soit entre deux cellules du promycélium. Cet auteur, confirmant la théorie de DANGEARD, a constaté que seulement la fusion nucléaire, qui a lieu dans la jeune spore, présente une signification sexuelle.

De toute façon, d'ailleurs, les données cytologiques sont encore assez obscures sur ces champignons où les stades de la division nucléaire sont très difficiles à interpréter en raison de l'extrême petitesse des noyaux. Nous avons repris cette étude, au point de vue cytologique, sur plusieurs espèces d'Ustilaginées, et nous avons pu suivre, dans les espèces les plus importantes, tout le cycle de développement, en vue de chercher la véritable solution du problème si confus de la sexualité.

II. — TECHNIQUE

1° MILIEUX DE CULTURE.

Les matériaux que nous avons étudiés au point de vue biologique et cytologique ont été réalisés en cultures artificielles. Les milieux utilisés à ce propos se classent en deux groupes : des milieux liquides qui nous ont servi pour la germination des spores, et des milieux solides qui ont été employés pour le développement du champignon et la sporulation.

A. — *Milieux liquides.*

1° Eau ordinaire.

2° Eau stérilisée.

3° Eau et acide tartrique.

Eau ordinaire.....	1,000 gr.
Acide tartrique	15 gr.

(stériliser à 100° C. pendant un quart d'heure.)

4° Moût de bière liquide (moût naturel).

5° Moût de bière dilué.

Eau ordinaire.....	1,000 gr.
Moût de bière liquide	100 gr.

6° Jus de pomme de terre.

20 gr. de pomme de terre sont rapés dans un litre d'eau ordinaire ; on fait bouillir un quart d'heure et on filtre à travers un linge, puis on complète à un litre.

7° Jus de carotte.

20 gr. de carottes sont rapés dans un litre d'eau ordinaire ; on fait bouillir un quart d'heure et on filtre à travers une couche de coton, puis on complète à un litre.

8° Czapek glucosé liquide.

eau distillée	1,000 gr.
NO ³ Na	2 gr.
PO ⁴ K ² H	1 gr.
SO ⁴ Mg	0,5 gr.
Kcl.....	0,5 gr.
SO ⁴ Fe	0,01 gr.
glucose	20 gr.

9° Czapek liquide maltosé.

On ajoute 20 gr. de maltose au lieu de mettre de la glucose dans le milieu précédent.

10° liquide de Sabouraud.

Milieu liquide correspondant au milieu d'épreuve de Sabouraud.

B. — *Milieux solides.*

1° Tranche de pomme de terre.

2° Tranche de carotte.

3° Sabouraud glucosé gélosé.

Eau ordinaire.....	1,000 gr.
Peptone granulée de Chassaing	10 gr.
Glucose massée.....	40 gr.
Gélose coupé en petits morceaux.....	18 gr.

4° Czapek glucosé gélosé.

On ajoute 15 gr. de gélose au milieu liquide correspondant.

5° Moût de bière gélosé.

On ajoute 15 gr. de gélose au moût de bière liquide.

Tous les milieux utilisés doivent être stérilisés à l'autoclave à 125° C. pendant un quart d'heure sauf le liquide à acide tartrique. Le moût de bière et le jus de carotte sont les solutions les plus favorables pour la germination des spores de toutes les espèces d'Ustilaginées. Par contre, les milieux solides les plus favorables pour le développement du champignon sont le moût de bière gélosé et le milieu de Sabouraud.

2° CULTURE.

Pour la germination, on sème des spores sur la surface du liquide dans un tube à essai. Mais pour suivre progressivement les différents stades de la germination, on réalise souvent cet ensemencement sur une goutte du milieu liquide suspendue en cellule de VAN TIEGHEM et LE MONNIER. Ce procédé nous paraît défavorable pour certaines espèces (*Till. tritici*, etc.).

Quand on veut obtenir des cultures pures, on fait germer des spores, puis on opère par dilutions successives dans des tubes d'eau stérilisée de manière à n'avoir qu'un petit nombre de sporidies dans le dernier tube. Ensuite nous prenons une petite goutte de celui-ci et l'étalons avec toutes les précautions requises sur la surface du milieu solide dans une boîte de PÉTRI ou dans un tube à essai. On peut obtenir ainsi des colonies pures isolées.

D'autre part, pour certaines espèces qui ont des sores bien enveloppés par une membrane mycélienne (*Sph. Reiliana*, *Sph. Lioui*...) ou par des tissus de la plante-hôte (*Til. tritici*, *Ust. esculenta*...), on peut obtenir aussi des cultures pures simplement par l'ensemencement direct des spores, et sans grand danger de contamination bactérienne.

3° FIXATION.

Nous avons essayé, pour le noyau et pour le chondriome, plusieurs fixateurs :

1° Liquide de Flemming faible (modifié par Saksena) :

Acide osmique à 2 °/o	4 cc.
Acide chromique à 0,5 °/o.....	15 cc.
Acide acétique cristallisable.....	1 cc.
Eau distillée	20 cc.

Fixer dans ce liquide pendant 24 heures ;

Laver à l'eau courante pendant 24 heures ;

Blanchir à l'eau oxygénée, purifiée à 12 vol., diluée (1 partie eau oxygénée et une partie eau distillée) pendant une demi-heure ;

Laver encore une fois à l'eau courante pendant un quart d'heure ou 30 minutes suivant les cas ;

Mordancer dans la solution d'alun de fer ammoniacal (5 °/o) 12-24 h.

Colorer à l'hématoxyline ferrique 12-24 heures ;

Différencier dans l'alun de fer ammoniacal à 3 °/o et laver ensuite à l'eau courante pendant un quart d'heure ;

Passer dans une solution aqueuse d'érythrosine à 1 °/o pour colorer le fond de la préparation ;

Déshydrater et monter au baume de Canada.

Ce mélange est un fixateur excellent pour les Champignons ; ainsi que SAKSENA (1935) l'a montré ; il nous a donné des résultats satisfaisants sur le noyau, en particulier pour la division nucléaire.

2° Mélange picroformol de BOUIN.

Solution aqueuse saturée d'acide picrique 30 cc.

Acide acétique cristallisable 2 cc.

Formol à 40 °/o 10 cc.

Fixer dans cette solution 24 heures ; laver plusieurs fois à l'alcool à 70 °/o jusqu'à enlever complètement la teinte jaune ; laver à l'eau courante pendant 30 minutes ; Puis mordancer, colorer, différencier,... comme dans la technique précédente.

C'est aussi un bon fixateur qui donne des résultats excellents pour le noyau. Mais il ne nous permet pas de constater aussi bien le détail de la caryocinèse.

3° Liquide de NAWASCHIN.

Acide chromique à 1°/o 10 cc.

Formol à 40°/o 4 cc.

Acide acétique cristallisable 1 cc.

Fixer pendant 12-24 heures et laver à l'eau courante 24 heures ; colorer à l'hématoxyline.

C'est également un bon fixateur pour le noyau, mais non pour la division nucléaire.

4° Mélange de MEVÈS.

Acide chromique à 1°/o 15 cc.

Acide osmique à 2 °/o 4 cc.

Fixer dans ce liquide pendant 18 à 24 heures ; postchromisation, à la température du laboratoire, par le bichromate de K à 2 °/o pendant 7 à 10 jours ; laver à l'eau courante pendant 24 heures, blanchir à l'eau oxygénée (1/3 d'eau oxygénée et 2/3 d'eau distillée), 10 minutes ; colorer dans fuchsine anilinée pendant 5 à 15 minutes ; mordancer dans HCl à 0.2°/o une minute ; différencier dans solution de vert lumière (1°/o) pendant 10 à 30 minutes suivant les cas ; déshydrater et monter le plus rapidement possible.

C'est la meilleure méthode mitochondriale pour l'étude des Ustilaginées. Mais il est très difficile de colorer, après fixation, les éléments de la cellule d'une manière distinctement nette. Il faut les suivre au microscope avec beaucoup de soin. Une fois faites, les préparations ne doivent pas être exposées à la lumière.

5° Sublimé-formol.

Solution aqueuse saturée de sublimé... 80 cc.

Formol neutre 20 cc.

Fixer 12-24 heures ; postchromisation, à la température du laboratoire, dans le bichromate de K à 5 0/0 pendant 3 à 7 jours ; laver à l'eau courante et colorer à l'hématoxyline.

6° Liquide de HELLY.

Eau distillée.....	100 cc
Bichromate de K.....	2,5 gr.
Bichlorure de mercure.....	5 gr.
Formol neutre (on ajoute 1 cc. de formol à 9 cc. de cette solution au moment de l'emploi).	

Fixer 12 heures ; postchromisation à 40° C. pendant 48 heures dans une solution saturée de bichromate de K ; laver à l'eau courante pendant 24 heures ; colorer soit à l'hématoxyline ferrique, soit dans fuchsine anilinée et vert lumière.

Les deux méthodes précédentes sont en général de bons procédés pour mettre en évidence le chondriome. Mais elles nous donnent pour notre matériel des résultats satisfaisants sur le noyau. Dans les préparations faites par la méthode de HELLY et colorées par fuchsine-vert lumière, les mitochondries se colorent quelquefois très nettement ; par contre ces dernières peuvent être confondues avec d'autres éléments de la cellule.

4° PRÉPARATION.

Nos préparations sont faites, en général, par les trois méthodes suivantes :

a) On met d'abord une grosse goutte d'eau albumineuse sur une lame bien propre. Ensuite, on porte, à l'aide d'un fil de platine recourbé en anse, les filaments germinatifs des spores qui se tiennent toujours à la surface du milieu liquide, sur la surface de la goutte d'eau albumineuse. On absorbe alors celle-ci lentement et avec précaution, au moyen d'un papier buvard mouillé ; la partie germinative reste seule sur la lame sans être dérangée de sa position habituelle. Après avoir laissé s'évaporer les traces d'eau albumineuse qui restent encore avec les filaments germinatifs, on met immédiatement la lame dans le fixateur.

Nous avons obtenu, par cette méthode, de belles préparations dans lesquelles nous avons trouvé des figures très nettes de noyaux et même des phases de la division nucléaire.

b) On peut porter directement, à l'aide d'un fil de platine recourbé en anse, les filaments germinatifs des spores sur la surface du fixateur sur lequel les matériaux se fixent très bien pendant 12 à 24 heures suivant les cas. Après fixation, on reporte de la même façon les filaments germinatifs à la surface d'une goutte d'eau albumineuse placée sur une lame propre. On absorbe comme précédemment l'eau albumineuse et on laisse sécher, puis on met la lame dans l'eau ou bien dans l'alcool à 70° suivant les cas.

Nous avons obtenu, par cette méthode, la plupart de nos meilleures préparations qui nous offrent toujours des figures distinctement nettes de la structure du noyau et de la division nucléaire. Tous les points de la préparation sont bien fixés et les mycéliums sont toujours bien plans. C'est une méthode excellente pour l'étude de la germination.

c) Pour constater les différents stades de la sporulation, on est obligé de fixer directement des portions de culture dans différents fixateurs. Après fixation, on fait, selon les cas, ou bien des frottis, ou bien, après inclusion dans la paraffine, des coupes de 1-4 μ .

5° COLORATION.

Nous avons utilisé, sur les matériaux à l'état vivant ou fixé, plusieurs modes de colorations qui sont groupés en deux catégories :

a) *Colorations vitale et postvitale.* — Nous avons employé, pour l'étude du système vacuolaire le colorant spécifique des vacuoles : le rouge neutre, qui colore vitalement en rouge vif les corpuscules métachromatiques, localisés dans les vacuoles, et donne ensuite aux vacuoles, chez toutes les Ustilaginées, une belle coloration rouge carotte. Nous avons réalisé aussi des colorations postvitales en utilisant le bleu de crésyl qui fait apparaître facilement les figures des nucléoles, colorés en bleu d'azur pâle, et des corpuscules métachromatiques qui prennent une teinte rouge-violet.

D'autre part, le bleu lactique qui nous sert généralement pour l'étude morphologique, colore très souvent la membrane et toujours le protoplasme des champignons en bleu vif.

b) *Coloration sur le matériel fixé.* — Après fixation dans certains types de fixateurs, les colorations à l'hématoxyline ferrique nous ont donné de belles figures de noyaux même dans les phases de leur division. Il consiste à mordancer dans une solution d'alun de fer à 5 % pendant une durée de temps qui varie de 12 à 24 heures. Après mordantage, on lave rapidement à grande eau et on colore à l'hématoxyline ferrique pendant 12-24 heures. Puis on différencie, dans une solution d'alun de fer ammoniacal à 3 %, sous le microscope. Avant déshydratation, on passe dans une solution d'érythro-sine à 1 %. Une fois que les préparations sont faites par cette méthode, nous distinguons nettement le nucléole coloré en noir, la membrane nucléaire en gris, le nucléoplasme en rouge sombre et le protoplasme en rouge pâle.

Après fixation dans l'alcool à 95°, l'hématoxyline de DELAFIELD fournit de bons résultats en ce qui concerne le noyau (en bleu) et les corpuscules métachromatiques (en rouge).

D'autre part, le procédé qui nous donne de bons résultats pour l'étude des mitochondries, est la double coloration par la fuchsine anilinée et le vert lumière à 2 %. C'est pourtant une méthode très difficile à réaliser. Mais dans les belles préparations, on distingue nettement les mitochondries et les noyaux colorés en rouge, alors que le protoplasme prend une teinte verte. Les préparations, faites par la méthode précédente, ne doivent jamais être exposées au soleil, car le protoplasme perd très facilement à la lumière la coloration verte qu'il a acquise.

PREMIÈRE PARTIE

(Étude systématique des Ustilaginées de Chine.)

Nous passerons en revue, dans cette première partie, les caractères systématiques généraux des Ustilaginées et présenterons une clé de classification des espèces chinoises. A chacune d'elles, nouvelle ou déjà connue, seront joints une description (caractères macroscopiques et microscopiques), l'indication de sa répartition mondiale et ses caractères distinctifs.

I. — Caractères généraux de la Systématique des Ustilaginées.

SORE

Les Ustilaginées peuvent attaquer l'une ou l'autre des diverses parties de la plante-hôte et former, suivant les espèces, les masses de spores charbonneuses qu'on appelle habituellement « Sore ». Celui-ci se produit, d'une manière constante, sur certaines parties déterminées de la plante et montre généralement une couleur très visible, même à l'œil nu.

Dans la plupart des espèces d'Ustilaginées (*Ustilago*, *Sphacelotheca*, *Cintractia*, *Sorosporium*, *Tilletia*, *Urocystis*, etc...), le sore est rempli d'une poussière charbonneuse qui se dissémine facilement au vent. Il peut se localiser constamment, chez les espèces d'*Entyloma*, *Doassansia*, dans les tissus de la plante-hôte. Enfin, il peut offrir une couleur brune ou blanchâtre par suite de la production de conidies aérobies (*Entyloma*). On voit que, chez les Ustilaginées, la forme du sore nous apporte un caractère macroscopiquement très important. Elle se rattache, selon son aspect, aux différents types suivants :

1° *Le type pulvérulent.* — La plupart des espèces d'Ustilaginées sont de ce type. Le sore se forme ou dans les ovaires ou

dans les tissus d'autres parties de la plante, en produisant des tumeurs locales. Il est enveloppé d'abord par l'épiderme de la plante, puis se montre rempli, dès la maturité des spores, d'une poussière charbonneuse (*Ust. tritici*, *U. zeæ*).

2° *Le type cylindrique.* — La plupart des espèces de *Sphacelotheca* et *Sorosporium* sont de ce type. Le sore envahissant l'inflorescence, forme toujours un corps cylindrique de longueur variable, enveloppé par une fausse membrane composée des cellules stériles du champignon (*Sph. Lioui*, *Sph. Reiliana*).

3° *Le type linéaire.* — Le sore se produit toujours dans les feuilles en formant, de préférence parallèlement aux nervures de celles-ci, des lignes minces et longues. Dans les espèces de ce type (*Ust. longissima*, *U. striæformis*, *Urocystis tritici*), le sore est enveloppé d'abord par l'épiderme de la plante, qui se déchire ensuite, à maturité, en libérant les spores charbonneuses sur les deux faces de la feuille.

4° *Le type agglutiné.* — Le sore de ce type est composé par des spores charbonneuses s'agglutinant en un corps noir très persistant. Celui-ci se produit, le plus souvent, dans les ovaires de la plante (*Cintractia caricis*, *Cin. chinensis*).

5° *Le type tubéreux.* — Le sore se produit dans les tissus de la racine en formant des proliférations bulbeuses plus ou moins volumineuses qui renferment la masse noire des spores charbonneuses (*Ust. marina*, les espèces du *Tubercinia*).

6° *Le type maculé.* — Presque toutes les espèces du *Doassansia* et *Entyloma* ont un sore de ce type. Celui-ci se produit toujours dans les tissus de la feuille en formant des taches jaune-brun ou blanchâtres, rondes ou irrégulières, qui restent localisées à l'intérieur des tissus de la feuille et ne répandent jamais de poussière sporifère charbonneuse comme il en est dans le type pulvérulent (*Entyloma Dahliaë*, *Doassansia Alismatis*).

7° *Le type anthérien.* — Le sore se développe toujours dans les anthères qui se déchirent, à la maturité des spores, en libérant une poussière sporifère ocre ou ocre-violet qui prend la place du pollen. Toutes les espèces biologiques du groupe *Ust. violacea* ont un sore de ce type (*U. major*, *U. intermedia*, *U. lychnidis-dioicæ*).

SPORES

Les caractères les plus importants pour la détermination des espèces d'Ustilaginées, s'appliquent à la spore : couleur, dimensions, forme et ornementation. Ces caractères microscopiques différents selon les espèces, restent relativement constants à l'intérieur de chacune d'elles.

Coloration. — En tas, les spores montrent, à l'œil nu des couleurs différentes : noire, brune, ocre, olive, violette, jaune et autres teintes intermédiaires. Quand on les examine au microscope, elles présentent, en effet, toutes les nuances de couleur depuis la nuance subhyaline à peine crème jusqu'au brun-noir.

Forme. — La forme des spores charbonneuses est, en général, sphérique, subsphérique, ovoïde ou à contour un peu polygonal, quelquefois en forme assez allongée (*Ust. olivacea*).

Dans les espèces de *Tilletia*, *Ustilago*, etc..., les spores sont isolées et présentent un diamètre très varié (de 3 à 38 μ). Chez *Schizonella*, *Mykosyrinx*, etc..., les spores s'accolent toujours deux par deux ; chez *Doassansia*, *Tolyposporium*, etc..., le sore est composé par des globés sporaux qui renferment chacun plusieurs centaines de spores.

Membrane. — On voit, dans les Ustilaginées, comme dans de nombreux autres groupes de champignons (*Discomycètes*, *Gastéromycètes*, rarement *Agaricacées*, etc...) que la membrane est composée généralement par trois couches d'enveloppes indépendantes ainsi que nous allons voir :

1^o *L'endospore* : C'est une membrane, la plus intérieure parmi les trois couches, qui se trouve en contact direct du contenu de la spore et se sépare plus ou moins facilement de l'épispore lorsqu'on l'examine à l'ammoniaque à chaud ou à la potasse. Elle se montre très nettement au moment où l'épispore se déchire (*fig. 1 : 10*). Si on presse fortement sur la préparation, on voit le protoplasme de la spore sourdre au dehors tandis que cette endospore reste nettement hyaline, mince et toujours lisse (*fig. 1 : 15*). Celle-ci se présente encore plus distinctement au moment où les spores commencent à germer.

2^o *L'épispore* : C'est une enveloppe relativement épaisse, très résistante qui entoure l'endospore et se trouve, le plus souvent,

en contact direct avec l'extérieur. Elle protège, en quelque sorte la vitalité du protoplasme des spores. D'autre part, elle apporte à celles-ci la forme et la couleur et supporte surtout l'ornementation sporale. Elle se montre encore plus distincte lorsqu'on examine les spores après action de l'eau de Javel (*fig. 1 : 10*), surtout au moment de la germination lorsque le protoplasme s'introduit dans le promycélium.

3° *La périspore* : C'est le tégument le plus externe qui entoure l'épispore. Il est soit très mince, soit très épais, mais toujours lisse et hyalin. Dans certaines espèces par exemple *Cintractia externa*, cette périspore persiste (*fig. 1 : 7*), tandis que dans d'autres espèces elle est souvent fugace. D'ailleurs, elle se montre constamment visible et résiste dans toutes les espèces de *Neovossia* (à spore en forme de cerf-volant) en restant maintenue à un filament hyalin équivalent à un pédicelle qui traduit un caractère taxonomiquement très important (*fig. 1 : 6*)

Ornementation. — Les observations sur l'ornementation des spores chez les *Macromycètes* sont encore incomplètes et peu distinctes. Mais les travaux d'ATKINSON sur les *Ganoderma*, de R. HEIM sur les *Polyporés* et les *Agaricacés*, de MALENÇON sur les *Ascomycètes* charnus (*Pezizes*, *Hypogés*) et les *Gastéromycètes*, nous ont indiqué une orientation nouvelle de ce problème. Nous avons étudié à notre tour la structure des spores d'*Ustilaginées* à l'aide de forts objectifs apochromatiques à immersion et en faisant intervenir de nombreux réactifs, comme la potasse, l'ammoniaque, l'acide lactique et l'eau de Javel, dont l'emploi à des concentrations diverses ou pendant des temps variés nous ont permis des remarques précises. Nous avons vu toujours que, dans le cas où la membrane sporale n'est pas lisse, l'épispore, l'enveloppe épaisse et colorée portant des granules ou des lignes en relief qui composent une ornementation sporale, différerait suivant les espèces : les modalités diverses présentées par ces caractères importants peuvent être réparties en 6 groupes différents :

1° *Le type ponctué* (*fig. 1 : 12, 13*) : Les spores du *Sphacelotheca exserta*, *Sph. Sorghi*, etc... sont de ce type. La membrane de la spore nous semble, d'abord, complètement lisse. Mais quand on l'examine à l'aide d'un fort objectif à immersion, on voit que,

sur l'épispore de celle-ci, se montrent, en vue perspective, des petites perforations correspondant à de petits points hyalins qui se transforment en coupe optique, et à la périphérie par conséquent, en de petits points noirs. Ceux-ci se trouvent non en dehors de la

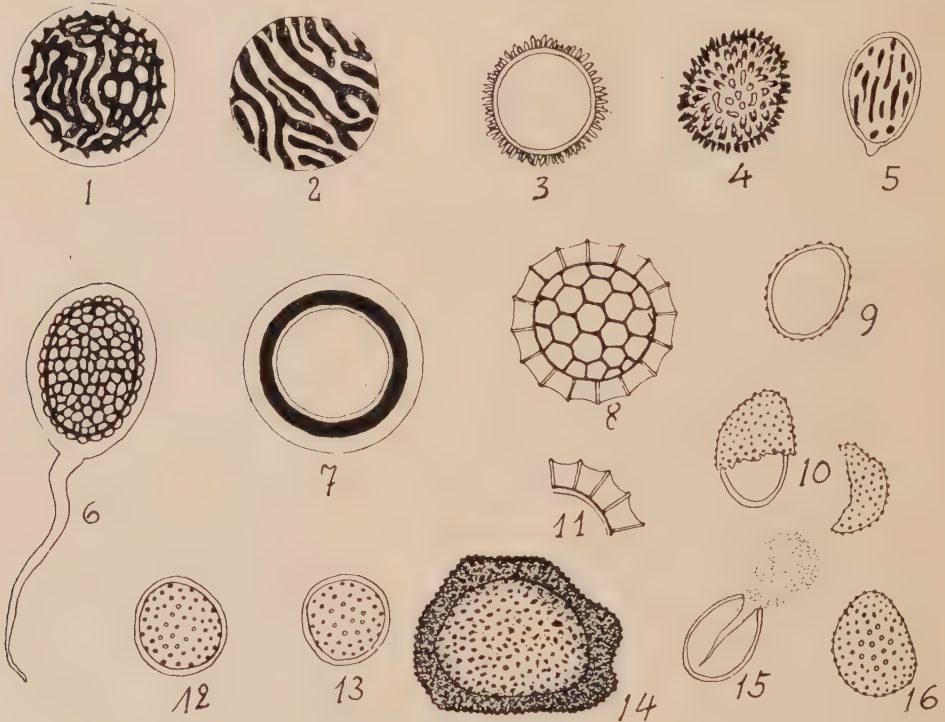


Fig. 1. Ornementation des spores des Ustilaginées : 1, *Tilletia olida* ; 2, *Til. Elymi* ; 3 et 4, *Ustilago echinata* ; 5, *U. marina* ; 6, *Neovossia moliniae* ; 7, *Cintractia externa* ; 8 et 11, *Ustilago reticulata* ; 9, *U. tritici* ; 10, *U. avenae* ; 12, *Sphacelotheca exserta* ; 13, *Sph. Sorghi* ; 14, *Cintractia caricis* ; 15 et 16, *Ustilago avenae*.

périspore, mais bien à ce moment à l'intérieur de celle-ci. Ces caractères sont essentiellement analogues à ceux qu'ATKINSON (1908), R. HEIM et MALENÇON (1928), R. HEIM (1933) ont montrés chez certains *Polypores* (*Eu-Ganoderma*).

2° *Le type verruqueux* (fig. 1 : 9, 10, 16) : Les spores d'*Ustilago avenae*, *U. tritici*, etc... se rattachent à ce type. Dans ce cas-ci, on

voit aussi, en vue perspective, de petits points hyalins analogues à ceux qui se présentent dans le type ponctué ; mais en coupe optique, on distingue nettement que ces ponctuations correspondent à de petites verrues saillantes qui n'appartiennent pas à l'intérieur de l'épispore, mais émargent en dehors de la surface de celle-ci.

3° *Le type échinulé (fig. 1 : 3, 4)* : Les spores d'*Ustilago echinata*, *U. oxalidis*, etc... sont de ce type. Dans ces espèces, la périspore est toujours fugace et par conséquent l'épispore se trouve en contact direct avec l'extérieur. Sur la surface de cette dernière, se montrent des aiguillons saillants et spiniformes, qui atteignent quelquefois 2μ de longueur.

4° *Le type caténulé (fig. 1 : 5)* : Ce sont les spores d'*U. marina* par exemple. Sur la surface de l'épispore se trouvent des points et des lignes en relief, épais et de forme irrégulière. En étudiant les échantillons d'Ustilaginées de l'herbier du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, nous avons observé que, dans *Tilletia Elymi* et *T. olida*, les spores ayant généralement une ornementation réticulée, présentent quelquefois des ornements de ce type (fig. 1 : 2) : les lignes brun-noires en relief, épaisses, allongées, simples ou ramifiées, peuvent s'anastomoser en ébauche de réseau (fig. 1 : 1, 2). Ces caractères sont analogues à ceux qui ont été déjà observés par R. HEIM (1933) dans les spores du *Ganoderma Alluaudii*.

5° *Le type réticulé (fig. 1 : 8, 11)* : Ce type correspond aux spores des *Tilletia tritici*, *Ustilago reticulata*, etc... On voit ici sur la surface de l'épispore une ornementation régulièrement alvéolée avec des mailles pentagonales ou hexagonales que limitent des ailes extérieurement fort saillantes et atteignant parfois 2μ de hauteur (fig. 1 : 11).

6° *Le type rugueux (fig. 1 : 14)* : Il arrive quelquefois, dans certaines espèces d'Ustilaginées, par exemple *Cintractia subinclusa*, *Cin. caricis*, que la membrane sporale ne soit pas lisse, mais ne présente pas non plus une ornementation régulière. Elle montre alors un aspect vaguement rugueux-écailleux qui ne peut être rattaché à aucun cas des cinq types précédents.

REMARQUE CRITIQUE

En 1897, CLINTON a signalé, en se basant sur le mode de développement des spores, que l'*Ustilago Sorghi* (Lk) doit être rangé dans le genre *Cintractia* : *C. Sorghi-vulgaris*. Un peu plus tard (1902), le même auteur a remarqué, d'après d'autres caractères systématiques plus naturels, que ce champignon devait faire partie du genre *Sphacelotheca* : *Sph. Sorghi*. En même temps, l'auteur indique, d'une manière précise, que les *Cintractia* sont caractérisés non seulement par le mode de développement centripète des spores, mais par des spores de grande taille et de couleur très foncée (brun-noire), par le sore agglutiné : c'est-à-dire que le sore du *Cintractia* est du « type agglutiné », mais jamais du « type pulvérulent ». McALPINE (1910) décrit à nouveau cette espèce, toujours en se basant sur le mode de développement des spores, sous le nom de *Cintra. Sorghi-vulgaris*. D'après nos observations faites à la fois sur des caractères macroscopiques et microscopiques, nous avons confirmé, contrairement à l'idée de Mc ALPINE, la thèse de CLINTON et inclus ce champignon dans le genre *Sphacelotheca* (*Sph. Sorghi*), en même temps que nous signalions (1935) une combinaison nouvelle : *Sphacelotheca exserta* (McALPINE) YEN. De plus, on remarque que les *Sphacelotheca* diffèrent des *Cintractia* par le sore enveloppé d'une fausse membrane composée par les cellules stériles du champignon, par la masse sporale poudreuse mais non agglutinée, par les spores beaucoup moins foncées et la taille de celles-ci beaucoup plus petites, et par le fait que se rencontrent, parmi les spores, des globes composés des cellules stériles arrondies, hyalines et à membrane très mince. D'ailleurs le mode de développement centripète des spores se trouve non seulement dans les *Cintractia*, mais aussi chez les *Sphacelotheca* (CLINTON), et même chez certaines espèces d'*Ustilago*.

II. — Ustilaginaceæ Schröt.

Sore formant souvent une poussière charbonneuse ou des masses noires de spores agglutinées. Germination des spores montrant un promycélium, transversalement cloisonné en plusieurs cellules sur lesquelles se produisent tantôt des sporidies, tantôt des mycéliums latéraux.

I. Sore disséminant une poussière charbonneuse à la maturité des spores.

- 1° Non enveloppé d'une fausse membrane composée des cellules du champignon..... *Ustilago*
- 2° Enveloppé par une membrane composée des cellules du champignon *Sphacelotheca*

II. Sore se développant autour d'une columelle centrale et agglutinant les spores à la maturité. *Clavaria*

A. *USTILAGO* (Pers.) Roussel

Sore dans différentes parties de la plante-hôte, formant, à la maturité des spores, une poussière charbonneuse ; spores simples, isolées et petites, se produisant irrégulièrement sur les mycéliums fertiles ; germination des spores produisant généralement un promycélium court septé en trois ou quatre cellules sur lesquelles se forment des sporidies ou des mycéliums latéraux ; sporidies germant dans l'eau en émettant des mycéliums minces et se multipliant sur milieux nutritifs, par bourgeonnement, à la façon des levures.

Dans ce genre nous avons étudié quinze espèces parmi lesquelles une espèce et une variété sont nouvelles.

Clé pour la détermination des espèces du genre *Ustilago* :

- 1° Spores complètement lisses. 2
 - Spores verruqueuses ou échinulées 3
 - Spores réticulées 4
- 2° Sore envahissant entièrement l'inflorescence et diverses parties de la tige *U. cynodontis*
 - Sore dans les épillets, enveloppé par des glumes.... 5
- 3° Sore se trouvant dans toutes les parties de la plante-hôte. *U. zeæ*
 - Sore se trouvant dans certaines parties de la plante. 6

4° Sore dans les anthères.....	<i>U. violacea</i>
Sore dans les ovaires.....	7
5° Sore en général de 2-4 mm. de long.....	<i>U. crameri</i>
Sore en général de 5-10 mm. de long.....	8
6° Sore envahissant l'inflores- cence	9
Sore dans d'autres parties de la plante.....	10
7° Sur <i>Polygonum lapathifo- lium</i>	<i>U. reticulata</i>
Sur <i>Polygonum Bungeanum</i>	<i>U. Bungeana</i>
8° Sur <i>Hordeum</i>	<i>U. hordei</i>
Sur <i>Avena</i>	<i>U. levis</i>
9° Sore envahissant entièrement l'inflorescence	<i>U. Rabenhorstiana</i>
Sore dans les ovaires et les épillets	11
10° Sore dans les feuilles	<i>U. striæformis</i>
Sore dans les tissus de l'épi, et enveloppé par des glumes	<i>U. esculenta</i>
11° Sore de 1-2 mm. de long...	<i>U. spermaphora</i> var. <i>orientalis</i>
Sore atteignant 6-12 mm. de long.....	12
12° Sur <i>Hordeum</i>	<i>U. nuda</i>
Sur <i>Triticum</i>	<i>U. tritici</i>
Sur <i>Avena</i>	<i>U. avenæ</i>

I. *Ustilago cynodontis* P. HENN.

1° DESCRIPTION

Caract. macrosc. — Sore envahissant entièrement les épis digités, toute trace de glume ou de glumelles disparaissant, et enveloppant certaines feuilles de la plante nourricière; soit se localisant dans les ovaires

individuels et dissimulant les glumes qui, plus tard, s'ouvrent et laissent échapper la poussière noire des spores ; soit attaquant les rameaux de l'inflorescence en lui donnant une teinte noir-brunâtre et une forme très irrégulière.

Caract. microsc. — Spores généralement sphériques, quelquefois subsphériques, d'une couleur brun ocre ou brune ; à membrane mince et lisse ; mesurant de 6-8,4 μ . de diamètre (fig. 2)

Hab. et répart. géogr. — Sur *Cynodon Dactylon* Pers., aux environs de Shan-tou, province Kwang-tung, sud de la Chine, 15 août 1930, leg. T. N. Liou.

Asie : — Indes orientales (sur *Cynodon Dactylon*).

Europe. — France, Suisse, Bulgarie, Espagne, Roumanie, sur *Cynodon Dactylon*).

Afrique. — Abyssinie — Tripolitaine, Maroc (sur *Cynodon Dactylon*).

Australie. — Sur *C. Dactylon*.



Fig. 2. Spores de l'*Ustilago cynodontis* P. Henn. ($\times 1200$).

II. *Ustilago levis* (Kell. et Sw.) Magn. (*Ustilago avenæ* var. *levis* Kell. et Sw.)

(I). — DESCRIPTION.

Caract. macrosc. — Sore dans les épillets, entraînant toujours l'avortement complet des organes de l'inflorescence, formant une masse noire de spores ; quelquefois enveloppé entièrement par les glumes, mais les parties inférieures (du côté interne) de ces dernières sont toujours envahies ; la dissémination ultérieure par le vent ne laisse que des bractées détruites.

Caract. microsc. — Spores sphériques ou subsphériques, parfois ellipsoïdes ; lisses, d'une couleur brune ; à membrane mince et plus foncée d'un côté, de 4,8-8,5 (-9,6) μ de diamètre ou de 8,5-9,5 $\times$ 6-6,5 μ (Fig. 3).

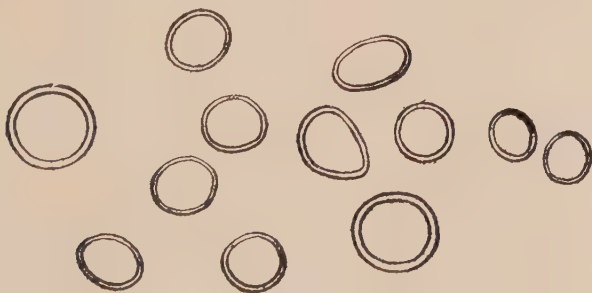


Fig. 3. Spores de l'*Ustilago levis* (Kell. et Sw.) Magnus. ($\times 1200$).

Hab. et répart. géogr. — Sur *Avena sativa*, à la montagne de Hengshan (alt. 1340 m.), sous préfecture Lai-Yuan, prov. Ho-peï, nord de la Chine, le 5 août 1934, leg. K.M. Liou.

Asie. — Chine (Prov. : Shan-si, Sze-Chuan, Kiang-su) (sur *A. sativa*).

Amérique du nord. — Etats-Unis, Canada (sur *Avena sativa*).

Europe. — Allemagne (sur *Avena sativa*, *A. nuda*). — Angleterre (sur *A. sativa*, *A. elatior*) ; — Finlande, France, Suisse, Tchécoslovaquie, Roumanie (sur *A. sativa*).

(I). — CARACTÈRES DISTINCTIFS

Sur le même support se trouve également une autre espèce de charbon, *Ustilago avenæ*, qui attaque aussi les épillets de la plante-hôte. Mais elle diffère de l'*U. levis*, macroscopiquement, par le sore plus ferme et enveloppé des glumes partiellement, et surtout, microscopiquement, par ses spores nettement verruqueuses.

III. *Ustilago hordei* (PERSOON) KELLERMANN et SWINGLE (*Uredo segetum* var. *hordei* PERSOON)

(I). — DESCRIPTION

Caract. macrosc. : — Sore dans les épis de l'Orge, attaquant les ovaires ; formant une masse de spores compacte et persistante : d'abord enveloppé par une membrane assez épaisse, de couleur plombé-noir et composée de l'épiderme de la plante-hôte ; puis se déchirant et libérant une poussière charbonneuse noir-purpurin.

Caract. macrosc. : Spores sphériques, subsphériques ou ovoïdes, brun olivâtre ou brun sombre, plus foncées d'un côté ; à membrane lisse, de 6,4 à 8 μ de diamètre (Fig. 4).

Hab. et répat. géogr. : Sur *Hordeum vulgare* L., aux environs de « College of Agriculture of Peiping University », Peiping, 19 juin 1930, leg. T. N. LIOW.

Asie. : Chine (provinces Ho-pei, Shang-tung, Chê-kiang, Mandchourie), Indes orientales, Japon (sur *Hordeum vulgare*).

Amérique du nord. : États-Unis, Canada (sur *Hordeum* spp. cult.

Europe. : France, Yougoslavie, Bulgarie, (sur *Hordeum vulgare*) ; Angleterre, Suisse (sur *Hordeum vulgare*, *H. distichum*, *H. hexastichum*) ; Allemagne (sur *H. vulgare*, *H. distichum*) ; Finlande (sur *H. distichum*, *H. tetrastichum*, *H. hexastichum*.) ; Tchécoslovaquie, Autriche (sur *Hord. distichum*) ; Danemark (sur *Hord. sativum*, *H. distichum*, *H. hexastichum*, *H. hibernum*), Roumanie (sur *H. distichum*, *H. hexastichum*).

Afrique. : Tripolitaine (sur *Hordeum vulgare*).

Australie du sud. : (sur *Hordeum vulgare*).

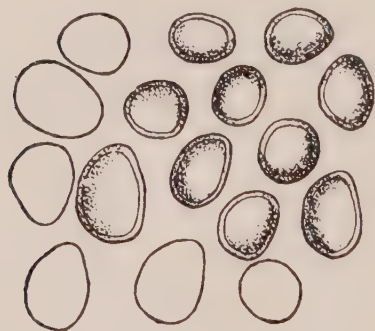


Fig. 4. Spores de l'*Ustilago hordei* (Pers.) Kell. et Sw. ($\times 1200$).

(II). — CARACTÈRES DISTINCTIFS

Sur l'Orge, on trouve souvent un autre charbon (*Ustilago nuda*) qui diffère de l'*U. hordei* par ses spores finement verruqueuses, par l'absence d'une membrane autour de la masse charbonneuse au moment de la maturité et par l'absence des sporidies proprement dites au moment de la germination des spores.

IV. *Ustilago crameri* KORN.

DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les ovaires, formant un corps globuleux ou ovoïde et atteignant de 2 à 3 (parfois 4) mm. de long ; soit se localisant dans les bractées, soit dépassant les bractées dans une position dressée ; montrant une couleur grisâtre ; d'abord enveloppé d'une membrane mince provenant des tissus de la plante hôte ; puis se déchirant en libérant les masses de spores brun-marron.

Caract. microsc. : Spores sphériques, subsphériques, globuleuses-polygonales ou ovoïdes-polygonales ; brun ou brun-olivâtre ; à membrane lisse, mince ; de $7,5$ à 10μ de diamètre ou mesurant de $8,3-11,5 \times 5-8,5\mu$ (fig. 5).

Hab. et répat. géogr. : Sur *Chaetochloa italica* (*Setaria italica*) aux environs de Peiping, août 1934, leg. T. N. LIU (n° 8367).

Asie : Indes orientales (sur *Setaria italica*).

Amérique du nord : États-Unis (sur *Chaetochloa italica*).

Europe : Suisse, Bulgarie (sur *Setaria italica*) ; Allemagne, Hongrie (sur *S. italica*, *S. viridis*, *S. ambiguæ*) ; Tchécoslovaquie (sur *S. germanica*, *S. italica* var. *brevisetæ*, *S. italica* var. *longisetæ* ; Roumanie (sur *Setaria viridis*).

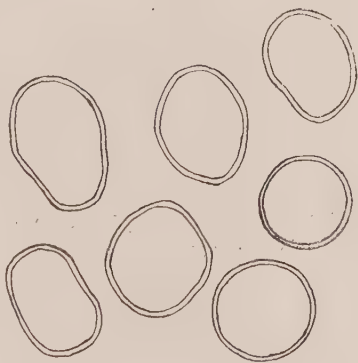


Fig. 5. Spores de l'*Ustilago crameri* Korn. ($\times 1200$).

V. *Ustilago zeæ* (BECKM.) UNG. (*Lycoperdon zeæ* BECKM.)

(1). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore se trouvant presque dans toutes les parties de la plante-hôte ; formant des grosses tumeurs charbonneuses, fortement hypertrophiées et déformées, attaquant beaucoup plus gravement les épis femelles et les panicules de fleurs mâles terminant la tige ; d'abord enve-

loppé d'une membrane blanchâtre formée des cellules épidermiques de la plante nourricière ; puis la membrane se déchire et laisse échapper la poussière brun rougeâtre des spores.

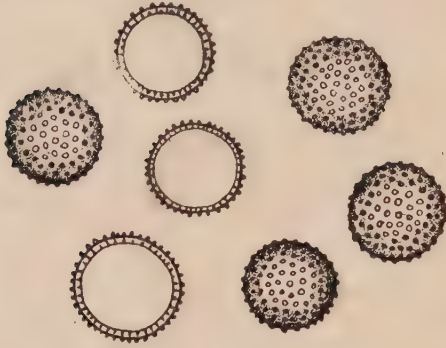


Fig. 6. Spores de l'*Ustilago zeae* (Beckm.) Ung. ($\times 1200$).

Caract. microsc. : Spores généralement sphériques, quelquefois ellipsoïdes et beaucoup plus rarement irrégulières ; à membrane mince et largement échinulée ; d'un brun-noir en tas et brunes à l'examen microscopique ; mesurant généralement de 7,8 à 10,8 μ de diamètre (fig. 6).

Hab. et répart. géogr. : Sur *Zea mays*, aux environs de Peiping, sept. 1933, leg. T. N. LIOU.

Asie : Indes orientales (sur *Z. mays*) ;

Amérique du nord : Etats-Unis (sur *Zea mays*, *Euchlaena luxurians*) ; Canada,

Mexico, Cuba, Porto-Rico, (sur *Zea mays*) ;

Europe : France, Angleterre, Tchécoslovaquie, Allemagne, Suisse, Italie, Bulgarie, Yougoslavie, Hongrie, Belgique, Russie, Roumanie, Espagne, Russie, (sur *Zea mays*) ;

Australie : Sur *Zea mays*.

(II). CARACTÈRES DISTINCTIFS

Cette espèce est très commune dans le monde entier. En Chine comme dans d'autres pays, on peut la trouver facilement dans tous les champs de maïs. Tous les organes du maïs peuvent être le siège de l'infection. D'après BREFELD, les filaments mycéliens de ce champignon non seulement pénètrent au moment de la germination de la plante-hôte, mais peuvent envahir toutes les parties à l'état jeune. Mais sur le même support se trouve également une autre Ustilaginée : *Sphacelotheca Reiliana*. Celle-ci diffère d'*U. zeae* par son sore, enveloppé d'une fausse membrane mycélienne épaisse et blanchâtre, qui attaque seulement les épis de la plante nourricière. Microscopiquement les spores d'*U. zeae* sont plus visiblement verruqueuses et d'une taille beaucoup plus petite que celle des spores du *Sphacelotheca Reiliana*. En outre, on trouve, parmi des spores de ce dernier, constamment des cellules stériles, hyalines, et souvent disposées en globes ou quelquefois en chaînes.

VI. *Ustilago nuda* (JENS.) ROSTRUP.

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les épis du Blé; attaquant tous les ovaires et les glumes d'un pied attaqué, détruisant toutes les parties de la fleur; formant une masse dense noir-brunâtre; d'abord enveloppé d'une membrane très mince et d'une teinte de plomb; puis se déchirant immédiatement en sortant de la gaine de feuille; enfin, après dispersion, ne laissant subsister que les axes d'inflorescence.

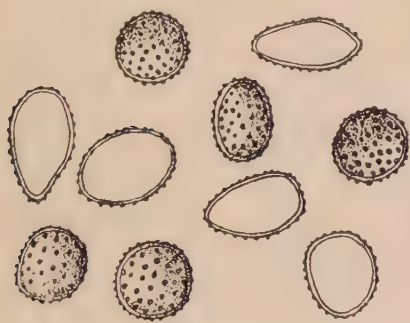


Fig. 7. Spores de l'*Ustilago nuda* (Jens.) Rostrup. ($\times 1200$).

Caract. microsc. : Spores sphériques, subsphériques, quelquefois ellipsoïdes, d'une couleur brun-olivâtre, mais plus foncée d'un côté; finement et nettement verruqueuses (la membrane du côté moins foncé est beaucoup plus nettement verruqueuse que celle de l'autre côté); d'un diamètre de 5 à 8,5 μ , ou mesurant de 6,64-7 $\times$ 5-6,64 μ (fig. 7).

Hab. et répat. géogr. : Sur *Hordeum vulgare*, aux environs de Hang-chow, province Chê-kiang, avril 1931.

Asie : Japon (sur *Hordeum vulgare*).

Amérique du nord : Etats-Unis, Canada, Mexique (sur *Hordeum spp. cultiv.*)

Europe.: Tchécoslovaquie (sur *Hordeum distichum*); Allemagne (sur *H. distichum*, *H. vulgare*); France, Italie (sur *H. vulgare*); Danemark (sur *H. Sativum*, *H. distichum*, *H. hexastichum*, *H. zeocritum*, *H. trifurcatum*); Suisse (sur *H. distichum*, *H. vulgare*, *H. hexastichum*), Roumanie (sur *H. distichum*, *H. hexastichum*).

Afrique : Tripolitaine (sur *Hordeum vulgare*).

Australie : Sur *Hordeum vulgare*.

(II). — CARACTÈRES DISTINCTIFS

Sur le même support se trouve également une autre espèce de charbon : *Ustilago hordei*. Celle-ci diffère de l'*U. nuda* par ses spores complètement lisses, par l'existence d'une membrane assez épaisse autour de la masse du sore au moment de la maturité et par l'existence des sporidies proprement dites au moment de la germination des spores.

VII. *Ustilago Tritici* (PERS.) JENS.

(*Uredo segetum* B *Tritici* PERS.)

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les épis, attaquant les ovaires et les glumes ; formant des masses pulvérulentes d'une couleur noire-olivâtre ; détruisant souvent toutes les parties de la fleur ; se disséminant enfin par le vent et laissant subsister seulement des axes d'inflorescence.

Caract. microsc. : Spores sphériques ou subsphériques, rarement ovoïdes ; d'un brun olivâtre pâle ou d'un brun pâle ; mais plus foncées d'un côté (la membrane du côté plus foncé est presque lisse ; celle de l'autre côté est beaucoup plus nettement verruqueuse) ; de $6,5$ à $8,5\mu$ de diamètre, atteignant parfois $9,6\mu$ de longueur (fig. 8).

Hab. et répart. géogr. : Sur *Triticum vulgare*, aux environs de Peiping, Chine, 19 juin 1930, leg. T. N. LIOU.

Asie. : Indes orientales (sur *Tr. vulgare*).

Amérique du nord : Etats-Unis, Mexico (sur *T. vulgare*).

Australie : Australie du sud (sur *T. vulgare*).

Europe : Allemagne, Angleterre, Bulgarie (sur *T. vulgare*) ; Danemark (sur *T. sativum*) ; Finlande, France, Italie, Roumanie, Espagne, (sur *T. vulgare*) ; Suisse (sur *T. durum*, *T. monococcum*, *T. Spelta*, *T. turgidum*, *T. vulgare*) ; Tchécoslovaquie (sur *Triticum* sp.) ; Yougoslavie (sur *Tr. vulgare*, *T. sp.*).

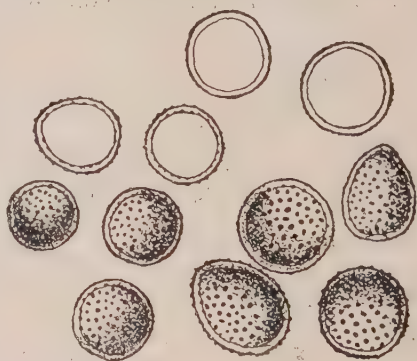


Fig. 8. Spores de l'*Ustilago Tritici* (Pers.) Jens. ($\times 1200$).

VIII. *Ustilago Avenæ* (PERS.) JENS.

(*Uredo segetum* v. *Avenæ* PERS.)

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les épillets ; attaquant toutes les parties de l'inflorescence ; formant une masse noir-brunâtre généralement de 5-10 mm. de long ; se déchirant immédiatement en sortant de la gaine des feuilles.

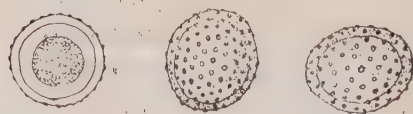


Fig. 9. Spores de l'*Ustilago Avenae* (Pers.) Jens. ($\times 1200$).

Caract. microsc. : Spores sphériques ou subsphériques, quelquefois ellipsoïdes ; d'un brun clair, moins foncé d'un côté ; à membrane finement échinulée ; à diamètre de $6-8\mu$, quelquefois atteignant $9,5\mu$ de long (fig. 9).

Hab. et répart. géogr. : Sur *Avena fatua* L., à Kuyung, prov. Kiangsu juin 1930.

Asie : Inde orientale (sur *Avena sativa*).

Afrique : Tripolitaine (sur *Avena barbata*, *A. sativa*).

Amérique du nord : États-Unis (sur *A. fatua*, *A. sativa*,) ; Nova (sur *A. sativa*).

Amérique : Dominicaine (sur *Avena orientalis*, *A. sativa*, *A. sterilis*)

Australie : Sur *Avena fatua*, *A. sativa*, *Arrhenatherum avenaceum*.

Europe : Allemagne (sur *A. sativa*, *A. sterilis*, *A. strigosa*, *A. orientalis*, *A. tatarica*,) ; Angleterre (sur *A. elatior*, *A. sativa*) ; Bulgarie (sur *A. sativa*,) ; Danemark (sur *A. fatua*, *A. fatua sativa*, *A. orientalis*, *A. sativa*,) ; Finlande (sur *A. fatua*, *A. sativa*) ; France, Roumanie, Russie, (sur *A. sativa*) ; Suisse (sur *A. fatua*, *A. orientalis*, *A. sativa*,) ; Tchécoslovaquie (sur *A. sativa*, *A. strigosa*) ; Yougoslavie, Roumanie, (sur *A. sativa*).

(II). CARACTÈRES DISTINCTIFS

Sur le même support se trouve aussi une autre espèce de charbon : *Ustilago levis*. Celle-ci diffère de l'*U. avenæ* par ses spores complètement lisses.

IX. *Ustilago esculenta* P. HENN.

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les épis ; localisé toujours dans les gaines de feuille ; envahissant entièrement les tissus des épis et se séparant des membranes minces et blanchâtres qui proviennent des tissus de la plante-hôte, en forme d'alvéole selon le plan longitudinal ou transversal ; formant des masses de spores peu cohérentes, facilement disséminées, d'une couleur gris olivâtre.

Caract. microsc. : Spores sphériques, subsphériques ou ovoïdes, finement échinulées ; d'une couleur jaune pâle allant jusqu'à jaune brunâtre ; d'un diamètre de 6 à 7,2 μ ou mesurant de 7,8-9,6 $\times$ 4,8-6 μ (fig. 10).

Hab. et répart. géogr. : Sur *Zizania aquatica*, aux environs de Wo-Lung-Chiao, Hang-Chow, province Chè-Kiang 10 sept. 1933 ; leg. TSUI PEI-TANG.

Asie : Japon (sur *Zizania latifolia*).

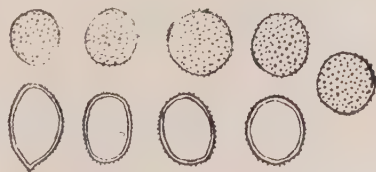


Fig. 10. Spores de l'*Ustilago esculenta* P. Henn. ($\times 1200$).

(II). CARACTÈRES DISTINCTIFS

Sur la même plante-hôte se trouve aussi une autre espèce d'Ustilaginée : *Entyloma lineatum*. Elle diffère de l'*Ustilago esculenta* par ses spores lisses et par son sore localisé toujours dans les feuilles.

X. *Ustilago Rabenhorstiana* KUHN

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore envahissant entièrement les inflorescences avant leur épanouissement ; formant un corps allongé, cylindrique ou fusiforme ; d'une longueur de 3-5 mm. ; d'abord enveloppé d'une membrane mince, grisâtre, composée des tissus de la plante-hôte et s'enfermant dans les gaines de la feuille ; puis se déchirant plus ou moins en libérant les masses de spores brun-noir et en montrant visiblement des restes d'inflorescence en forme de long pinceau.

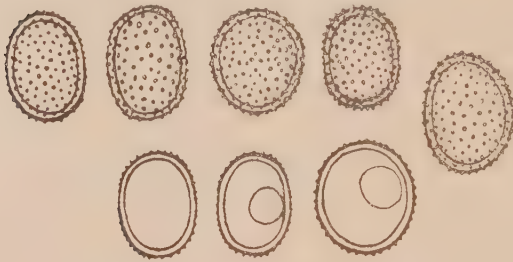


Fig. 11. Spores de l'*Ustilago Rabenhorstiana* Kühn. ($\times 1200$).

Caract. microsc. : Spores sphériques, subsphériques ou ovoïdes ; d'un brun foncé ou brun rougeâtre ; finement verruqueuses ou plutôt échinulées ; montrant en coupe optique une gouttelette brillante au milieu du plasma ; généralement d'un diamètre de 9,5 à 13,2 μ , ou de 8,5 — 9,5 $\times$ 12-15,6 μ (fig. 11).

Hab. et répat. géogr. : Sur *Digitaria sanguinalis* Scop. var. *ciliaris* Dailld. (*Syntherisma ciliaris* Schrad.).

aux environs de Su-chow, province de Kiang-su, Chine, 17 juil. 1930, leg. T. N. Liou. Sur le même support, aux environs de Hsi-shan, près de Peiping, 22 oct. 1929, leg. T. N. Liou (n° 6655 a).

Asie : Indes orientales (sur *Paspalum* (*Panicum*) *sanguinale*).

Amérique du nord : États-Unis sur *Syntherisma filiforme* (*Panicum filiforme*), *S. fimbriatum* (*P. fimbriatum*), *S. humifusum* (*P. glabrum*), *S. sanguinale* (*P. sanguinale*), Mexico (sur *Panicum filiforme*, *P. fimbriatum*).

Australie : Sur *Panicum sanguinale*.

Europe : Roumanie (sur *P. sanguinale*).

XI. *Ustilago striæformis* (WEST.) NIESSL.

(*Uredo striæformis* WEST.)

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les feuilles ; formant, parallèlement aux nervures de celles-ci, des lignes minces d'une longueur très variable (1-15 cm) au début couvert par l'épiderme de la plante et d'une couleur plombée-noire ; à la maturité des spores l'épiderme se déchire libérant les spores sur les deux faces de la feuille. Les feuilles attaquées par ce champignon sont déchirées selon des fentes longitudinales.

Caract. microsc. : Spores sphériques, subsphériques ou quelquefois oblongues et polygonales ; d'une couleur brune ou brun sombre ; finement

échinulées (les aiguillons ne sont probablement pas placés au dehors de l'épispore), à membrane mince de $1,2\mu$ environ d'épaisseur, d'un diamètre de $10,8-13,2\mu$ ou mesurant $12-15,5$ (-18) $\times$ $8,5-12\mu$ (fig. 12).

Hab. et répat. géogr. : Sur *Hierochloa glabra* Trin., au « Park of Prince », Peiping, Chine, 25 juin 1934, leg. Y. C. WANG.

Asie : Dominicaïne (sur *Agrostis alba*, *Bromus inermis*, *Phleum pratense*, *Holcus lanatus*.)

Europe : Danemark (sur *Holcus lanatus*, *H. mollis*, *Milium effusum*, *Agrostis alba*) ; France (sur *Dactylis glomerata*) ; Nouvelle-Zélande (sur *Holcus lanatus*) ; Suisse (sur *Poa bulbosa*, *P. pratensis*, *Bromus erectus*, *Brachypodium sylvaticum*, *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne*, *Phleum pratensis*).

Amérique du nord : Canada (sur *Phleum pratensis*) ; Etats-Unis (sur *Agrostis alba vulgaris*, *Ammophila arenaria*, *Elymus canadensis*, *E. glaucifolius*, *E. robustus*, *E. virginicus*, *Festuca nutans*, *Phleum pratense*, *Poa annua*, *P. debilis*, *Poa pratensis*, *Sitanion longifolium*).

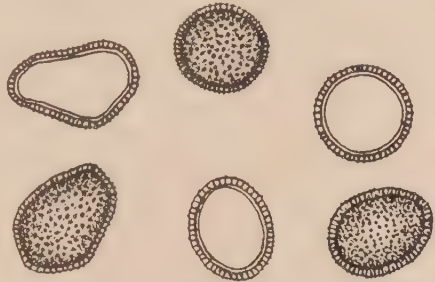


Fig. 12. Spores de l'*Ustilago striiformis* (West.) Nicssl. ($\times 1200$).

XII. *Ustilago spermophora* (B. et C.) var. *orientalis* YEN

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les ovaires, attaquant souvent plusieurs ovaires dans un épi ; formant un petit corps ovoïde, d'une longueur de 1 à 2 mm. ; enveloppé d'une membrane grisâtre ; portant quelquefois une portion d'ovaire non attaquée ; enfin se déchirant en répandant la masse noire des spores.

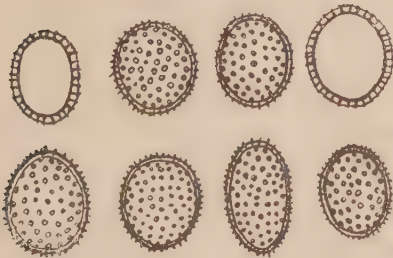


Fig. 13. Spores de l'*Ustilago Spermophora* var. *orientalis* Yen. ($\times 1200$).

Caract. microsc. : Spores sphériques, subsphériques, ou plus rarement ovoïdes ; finement échinulées, les aiguillons ayant généralement une longueur de $1,5\mu$; d'un brun foncé ; d'un diamètre de $9,6$ à 12μ ou d'une dimension de $9,6-13,2 \times 6,0-8,5\mu$ (fig. 13).

Hab. et répat. géogr. : Sur *Eragrostis siliensis* Link, aux environs de Ling-ku-tze, Nanking, Chine, sept. 1930, leg. T. N. LIOW.

(II). CARACTÈRES DISTINCTIFS

En examinant des échantillons de l'herbier du Muséum National de Paris, nous avons constaté que notre espèce était macroscopiquement très voisine d'*U. spermophora*. Mais, micros-

copieusement, elle est visiblement différente des formes américaine et anglaise par la membrane des spores relativement plus épaisse, par les aiguillons sporaux plus longs et beaucoup plus aigus, par la dimension nettement plus grande des spores et leur couleur un peu plus foncée.

XIII. *Ustilago violacea* (PERS.) FCKL. (*Uredo violacea* PERSOON)

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore envahissant entièrement les étamines d'une fleur attaquée; s'enfermant dans les loges de l'anthère au point d'être invisible; d'abord enveloppé par l'épiderme de l'anthère, qui se rompt à la maturité des spores en laissant échapper le sore détruit sous forme de poussière violette.

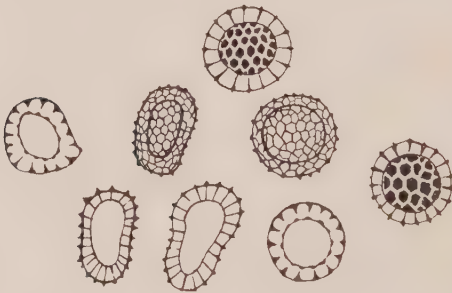


Fig. 14. Spores de l'*Ustilago violacea* (Pers.) Fakl. ($\times 1200$).

Caract. microsc. : Spores sphériques, subsphériques, quelquefois ovoïdes, mais rarement irrégulières; d'une couleur lilas pâle, presque hyalines; à membrane mince et munie d'un réseau fin à mailles polygonales de dimensions variées (de $1/2$ à 1μ de diamètre); d'un diamètre de $5-7,5\mu$, ou de $7,5-8,5 \times 5-6\mu$ (fig. 14).

Hab. et répart. géogr. : Sur *Silene Tatarinowii* Regel, aux environs de Si-shan, Peiping, 20 sept. 1934, leg. T. N. Liou (n° 8170).

Asie : Japon (sur *Dianthus superbus*).

Amérique du nord : États-Unis (sur *Arenaria groenlandica*, *A. lateriflora* var. *glabrescens*, *Cerastium maximum*, *Silene acaulis*, *S. Douglasii* var. *Macounii*, *S. multicaulis*, *S. Tetonensis*, *S. Watsoni*, *Stellaria borealis*, *Lychnis* sp.).

Australie : Sur genres : *Dianthus*, *Malachium*, *Melandryum*, *Saponaria*, *Stellaria*).

Europe : Allemagne (sur *Alsine verna*, *Dianthus carthusianorum*, *D. deltoides*, *D. glacialis*, *Stellaria graminea*, *S. uliginosa*, *Malachium aquaticum*, *Melandryum album*, *Saponaria officinalis*, *Silene viscosa*, *S. nutans*, *S. chlorantha*, *Viscaria viscosa*); Angleterre (sur *Cerastium viscosum*, *Silene inflata*, *S. maritima*, *S. nutans*, *Lychnis diurna*, *L. flos-cuculi*, *L. vespertina*, *Stellaria graminea*, *S. holostea*,); Autriche (sur *Melandryum album*, *Lychnis flos-cuculi*, *Silene vulgaris*,); Belgique (sur les genres : *Dianthus*, *Malachium*, *Melandryum*, *Saponaria*, *Silene*, *Stellaria*,); Danemark (sur *Lychnis flos-cuculi*, *Melandryum album*, *M. rubrum*, *Dianthus deltoides*, *D. superbus*, *Stellaria holostea*, *S. palustris*, *S. uliginosa*, *Viscaria viscosa*); Finlande (sur *Saponaria officinalis*); France (sur *Lychnis dioica*, *Silene vulgare*, *Stellaria graminea*,); Italie (sur *Salvia pratensis*, *Silene* sp.,);

Suisse (sur *Lychnis flos-cuculi*, *L. flos-jovis*, *Dianthus carthusianorum*, *D. inodorus*, *D. superbus*, *Melandryum album*, *M. sylvestre*, *Saponaria ocymoides*, *S. officinalis*, *Silene acaulis*, *S. alpina*, *S. nutans*; *S. rupestris*, *S. vulgare*, *Stellaria holostea*, *Viscaria alpina*,); Tchécoslovaquie (sur *Dianthus carthusianorum*, *D. deltoïdes*, *Lychnis flos-cuculi*, *Saponaria officinalis*, *Silene inflata*, *S. nutans*,); Yougoslavie (sur *Dianthus armeriæ*, *D. Ponderae*, *D. inodorus*, *Melandryum album*, *Saponaria officinalis*, *Silene tri-nervia*, *S. vulgare*,), Roumanie (sur *Dianthus carthusianorum*).

XIV. *Ustilago reticulata* LIRO.

(= *Ustilago utriculosa* (NEES.) TULASNE)

(*Cæoma utriculosa* NEES.)

(1). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les ovaires, envahissant tous les organes de l'inflorescence; formant un corps ovale de 2-3 mm. (rarement 4) de long; d'abord enveloppé par les bractées de la fleur; puis se détruisant et laissant disperser une masse de spores lilas-violet.

Caract. microsc. : Spores généralement sphériques ou subsphériques, rarement ovoïdes; d'un violet brunâtre; largement réticulées à mailles 5-6 polygonales (rarement 4), qui ont en général un diamètre de (2,5-) 4-5 μ , et des ailes saillantes à hauteur de (1) - 1,5-2 μ (rarement 2,5 μ); d'un diamètre de 7,5-13 μ , ou de 11-14 $\times$ 8-10 μ fig. 15).

Hab. et répart. géogr. : Sur *Polygonum lapathifolium* L. (*P. tomentosum* Schrank); dans la vallée de la montagne Huo-yu-shan, sous préfecture de Huo-hsien, prov. de Shan-si, nord de la Chine, altitude 1700 m., 30 sept. 1935, leg. T. P. WANG (n° 975).

Asie : Chine (prov. Kiang-su, Hu-nan,) (sur *P. spp.*).

Amérique du nord : États Unis (sur *P. amphibium*, *P. careyi*, *P. hydropiperoides*, *P. lapathifolium*, *P. lapathifolium incarnatum*, *P. pennsylvanicum*, *P. punctatum*, *P. acre*); Mexico (sur *P. sp.*)

Australie : Sur *P. minus*, *P. prostratum*, *P. hydropiper*.

Europe : Danemark (sur *P. aviculare*, *P. calcatum*, *P. hydropiper*, *P. tomentosum*, *P. persicaria*); Angleterre (sur *P. tomentosum*); Allemagne (sur *P. tomentosum*, *P. nodosum*, *P. persicaria*, *P. hydropiper*,); France, (sur *P. lapathifolium*); Suisse (sur *P. lapathifolium*, *P. persicaria*,); Tchécoslovaquie (sur *P. lapathifolium*,), Roumanie (sur *P. lapathifolium*).



Fig. 15. Spores de l'*Ustilago reticulata* Liro. ($\times 1200$).

(II). CARACTÈRES DISTINCTIFS

Après avoir examiné des échantillons de l'herbier du Muséum National de Paris, nous pouvons en conclure que notre espèce ressemble beaucoup morphologiquement à l'*Ustilago utriculosa*.

Cette dernière est une espèce très commune qui attaque les fleurs de plusieurs espèces de *Polygonum* ; elle diffère d'*Ustilago anomala* par ses spores régulièrement sphériques et ornées de grandes mailles à ailes saillantes et très hautes. Mais dans nos échantillons la forme et l'ornementation des spores sont très variables, de sorte que nous ne pouvons pas apporter une détermination définitive. En 1914-15 et 1918, LIRO a fait des essais d'infection de cet *Ustilago* sur plusieurs espèces de *Polygonum* (*P. tomentosum*, *P. persicaria*, *P. hydropiper*, *P. aviculare* et *P. convolvulus*) ; une seule espèce (*P. tomentosum* = *P. lapathifolium*) s'est montrée constamment attaquée. Le même auteur signale ce champignon sous le nom « *Ustilago reticulata* » que nous préférons aussi parce que plus précis.

XV. *Ustilago Bungeana* YEN. sp. nov.

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les ovaires ; envahissant tous les organes d'inflorescence ; d'abord enveloppé par les bractées de la plante ; puis se détruisant et laissant disséminer la poussière de spores lilas-violet.

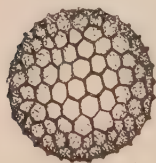
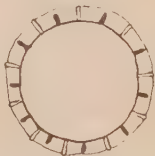


Fig. 16. Spores de l'*Ustilago Bungeana* Yen. ($\times 1200$).



Caract. microsc. : Spores sphériques ou subsphériques ; d'un fauve violâtre sous le microscope ; réticulées à grandes mailles 5-7 polygonales, qui ont un diamètre de 1,5 à 2,5 μ (quelquefois jusqu'à 3,5 μ de long) et des ailes saillantes de 12 μ environ de hauteur ; d'un diamètre de 8-12 μ ou de 9-13 $\times$ 7-11 μ (fig. 16).

Hab. : Sur *Polygonum Bungeanum* Turcz. à la sous-préfecture Fonyang, province Shan-si, 25 juillet 1935, leg. T. P. WANG (n° 2737).

Diagnose latine

Soris in ovariis totam inflorescentiam destruentibus, violacéis, 2-3 mm. diam. ; sporis globosis vel subglobosis, 8-12 μ diam. usque 9-13 $\times$ 7-11 μ ; exosporio flavo-violaceo, reticulato, lineolis prominulis 1,2 μ altis, areolis 1,5-3 μ latis ; promycelio cylindrico, 3-septulato ; sporidiolis ellipsoideis unilateraliter explanatis, per 2 inter se copulantibus.

Hab. in ovariis Polygoni Bungeani, provin. Shan-si, China.

(II). CARACTÈRES DISTINCTIFS

Les charbons qui attaquent les ovaires de nombreuses plantes du genre *Polygonum* sont bien connus, depuis l'époque de TULASNE

(1847) ; ils comportent trois espèces : *Sphacelotheca hydropiperis*, *Ustilago utriculosa* (= *U. reticulata* de LIRO), et *U. anomala*. La première espèce diffère des autres par ses spores finement verruqueuses, tandis que celles de ces deux dernières sont nettement réticulées. Théoriquement *U. utriculosa* diffère d'*U. anomala*, d'après CLINTON (1904), par la couleur des spores plus foncée et par les mailles d'ornementation plus grandes. Mais il y a tant de formes qui possèdent des spores de couleur, forme et ornementation intermédiaires entre les deux espèces que c'est vraiment difficile, pour nous comme pour CLINTON (1904) de préciser la valeur systématique de ces champignons en utilisant les seuls caractères morphologiques.

Grâce à des caractères biologiques, LIRO (1914-1919) faisant des essais d'infection sur plusieurs espèces de *Polygonum*, a trouvé que chaque espèce de plante-hôte possède sa maladie charbonneuse individuelle. Il en a déduit une classification des charbons possédant des spores réticulées et attaquant les ovaires des *Polygonum*, en six espèces : *U. cardei* (sur *P. hydropiper*), *U. anomala* (sur *P. dumetorum*), *U. scutellata* (sur *P. foliosum*), *U. carnea* (sur *P. convolvulus*), *U. avicularis* (sur *P. aviculare*), et *U. reticulata* (sur *P. tomentosum* = *P. lapathifolium*). Il a pu confirmer cette loi que sur chaque différent support se trouve une espèce biologique de charbon différente. Pour la même raison, notre espèce chinoise qui attaque les ovaires du *Polygonum Bungeanum* mérite d'être caractérisée comme une espèce nouvelle.

B. SPHACELOTHECA De Bary

Sore se trouvant, le plus souvent, dans les ovaires, formant un corps plus ou moins long et enveloppé par une fausse membrane composée par les cellules stériles du champignon ; Spores simples, isolées les unes des autres, de grosseur moyenne et d'une couleur généralement brune ou brun-rougeâtre ; Germination analogue à celle d'*Ustilago*.

Dans ce genre, nous avons étudié six espèces parmi lesquelles nous constatons qu'il y a deux espèces nouvelles : *Sph. Miscanthi* et *Sph. Lioui*.

Clé pour la détermination des espèces du genre *Sphacelotheca*.

- | | |
|---|---------------------|
| 1° Sur <i>Miscanthus</i> | <i>S. Miscanthi</i> |
| Sur <i>Panicum</i> | <i>S. Lioui</i> |
| Sur <i>Themada</i> | <i>S. exserta</i> |
| Sur <i>Sorghum</i> | 2 |
| 2° Sore envahissant toute l'in-
florescence..... | <i>S. Reiliana</i> |
| Sore dans les ovaires..... | 3 |
| 3° Spores légèrement ponctuées. | <i>S. Sorghi</i> |
| Spores nettement verru-
queuses | <i>S. cruenta</i> |

XVI. *Sphacelotheca Miscanthi* YEN sp. nov.

(I). DESCRIPTION

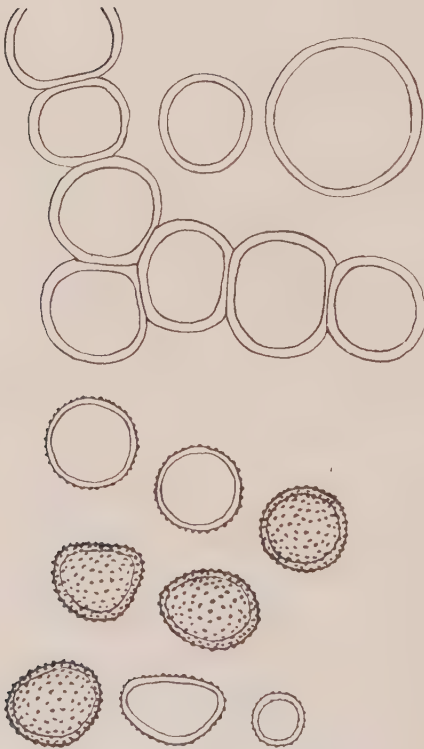


Fig. 17. Spores du *Sphacelotheca Miscanthi* Yen, ($\times 1200$).

Caractères macrosc. : Sore dans les épis de la plante-hôte ; envahissant entièrement les inflorescences avant leur épanouissement ; formant un corps mince, et cylindrique atteignant souvent 15 cm. de long ; d'abord enveloppé d'une fausse membrane crème-grisâtre qui se déchire à la maturité en libérant la masse des spores brun-noir ; puis portant un grand nombre d'appendices noirs longuement filiformes dont la structure révèle qu'ils proviennent des tissus de la plante-hôte et non du champignon.

Caract. microsc. : Spores sphériques, subsphériques ou ovoïdes, quelquefois irrégulières par suite de la pression réciproque qu'elles exercent l'une sur l'autre ; brun foncé et souvent plus foncées d'un côté ; densément verruqueuses ; d'un diamètre généralement de $5-8\mu$, ou de $6-8 \times 4-7\mu$ (fig. 17).

La fausse membrane est composée de l'épiderme de la plante-hôte et des cellules stériles du champignon, hyalines, globuleuses ou subglobuleuses, quelquefois polygonales par suite de la pression réciproque exercée ; à membrane mince ($1,5\mu$) ; d'un diamètre généralement de $5-16\mu$.

Hab. : Sur *Miscanthus anomale* Stend. ; à l'île de Yang-matao, Chefoo, province Shan-tung, 22 mai 1935, leg. T. N. LIOU (N° 8.410).

DIAGNOSE LATINE

Soris inflorescentiam destruentibus, linearibus, usque 15 cm. longis, atro-brunneus, primo pellicula tenui membranacea plumbea tectis, mox pulverulentis; sporis globosis vel subglobosis, obscure brunneus, echinulatis, 5-8 μ diam.; cellis sterilibus, singulis vel catenatis, globosis, hyalinis, 5-16 μ diam.

Hab. in paniculis Miscanthi anomali, provin. Shan-tung, China.

(II). CARACTÈRES DISTINCTIFS

Nous avons reçu ce champignon de Chine en avril 1935 et nous avons fait aussitôt successivement des essais de germination des spores sur différents milieux. Mais elle n'ont manifesté aucune activité germinative. La vitalité des spores de ce champignon doit donc être assez faible.

Sur le *Miscanthus* on trouve également une autre Ustilaginée : *Ustilago Kusanooi* qui attaque aussi les épis de la plante nourricière et qui ressemble beaucoup macroscopiquement à notre espèce. Mais en étudiant le type de ce champignon de SYDOW au Muséum de Paris, nous avons vu facilement qu'il diffère très nettement de notre espèce par l'enveloppe du sore composée seulement de l'épiderme de la plante et non par des cellules stériles du champignon. En outre, cette enveloppe a une teinte plomb-noir, non crème-grisâtre. Quand aux spores de cet *Ustilago*, elles sont beaucoup plus petites (3-5 μ) et munies d'une membrane complètement lisse, jamais verruqueuse comme celle de notre espèce.

XVII. *Sphacelotheca Lioui* YEN. sp. nov.

(I) DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les épis, d'une grande cohésion ; envahissant souvent complètement les inflorescences de la plante nourricière avant leur épanouissement ; formant un corps cylindrique atteignant 4 cm. de long et 5 ou 6 mm. de large : d'abord enveloppé des gaines de feuilles et entouré d'une fausse membrane mycélienne blanchâtre ou crème fauve ; puis se déchirant à la majorité en libérant les spores noires ; portant enfin un grand nombre de fils noirs groupés en forme de long pinceau.

Caract. microsc. : Spores sphériques, subsphériques, ovoïdes ou ellipsoïdes, quelquefois irrégulières ou polygonales; brun noir en tas et fauve clair sous le microscope; à membrane mince

(1/2 μ) subtilement et abondamment ponctuée; d'un diamètre de 6-8,5 μ ou mesurant de 9-10 $\times$ 6-7 μ (fig. 18).

Fausse membrane composée de l'épiderme de la plante-hôte et des cellules stériles qui sont complètement hyalines; à membrane mince; arrondies ou ellipsoïdes; groupées ou en chaîne au moment où elles se sont libérées; d'un diamètre de 5-10 μ ou de 6-13 $\times$ 4-8 μ .

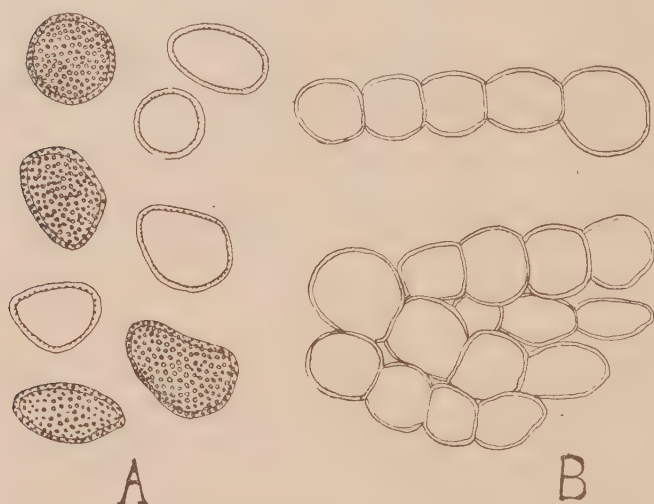


Fig. 18. Spores du *Sphacelotheca Lioni* Yen. ($\times 1200$).

Hab. : Sur *Panicum miliaceum* L. à Ta-tung, province Shan-si, 6 août 1934, leg. T. N. LIOU.

Diagnose latine

Soris inflorescentia destruentibus, atris, linearibus, 4 cm. longis, 5-6 mm. latis; primo membrana flava tectis, mox pulverulentis; sporis globosis vel ellipsoideis, 6-8,5 μ diam. et 9-10 $\times$ 6-7 μ ; exosporio flavo, minute punctulato; cellis sterilibus globosis vel ellipsoideis, hyalinis, catenatis, 5-10 diam. et 6-13 $\times$ 4-8 μ ; promycelio cylindrico, plerumque 3-4 septulato, articulis anastomosantibus; sporidiolis lateralibus vel terminalibus, oblongo-ellipticis vel ovoideis.

Hab. in floribus paniculasque Panici miliaci, prov. Shan-si, China.

(II). CARACTÈRES DISTINCTIFS

Macroscopiquement notre espèce est très semblable au *Sphacelotheca Panici-miliacei* qui attaque également les épis du *Panicum miliaceum* en formant un sore généralement plus gros. Pendant l'été de l'année 1935, nous avons pu examiner dans l'herbier du

Muséum National de Berlin le type de *Sph. Panici-miliacei* de BUBAK. Microscopiquement cette dernière espèce est tout à fait différente de notre champignon par la forme des spores plus irrégulière et polygonale, par leur membrane plus épaisse (1μ) et complètement lisse, leurs dimensions plus grandes ($8-12\mu$), et surtout leur couleur beaucoup plus foncée (brun-noirâtre) que dans notre *Sphacelotheca*.

XVIII. *Sphacelotheca Reiliana* (KUHN) CLINTON
(*Ustilago Reiliana* KUHN)

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les épis du Sorgho, d'une grande cohésion ; formant un corps cylindrique ou une grosse tumeur charbonneuse brun rougeâtre ; envahissant souvent entièrement les épis du Sorgho avant leur épanouissement ; caché d'abord dans les gaines de feuilles et entouré d'une fausse membrane mycélienne blanchâtre ou crème rougeâtre, qui renferme une masse de spores brun-noir et qui se déchire à la maturité, libérant les spores ; portant un grand nombre de filaments noirs en forme de long pinceau, dont la structure montre qu'ils proviennent des tissus de la plante-hôte et non du champignon.

Caract. microsc. : Spores sphériques, subsphériques ou rarement un peu polygonales-ovoïdes ; brun-noirâtre en tas, d'un brun fauve sous le microscope ; finement et abondamment verruqueuses ou plutôt échinulées ; d'un diamètre généralement de $10,8$ à 12μ , plus rarement $15,6\mu$ de longueur (fig. 19).

Fausse membrane assez épaisse, composée des cellules stériles du champignon ; se déchirant facilement en formant souvent des amas globuleux ou subglobuleux ; cellules stériles libérées sphériques parfois oblongues, d'un diamètre de $7,2$ à 16μ .

Hab. et répat. géogr. : Sur *Sorghum vulgare*, au Niang-niang-wa, Tung-ling, prov. Ho-peï, nord de la Chine, 18 avril 1930, leg. T. N. LIU.

Asie : Chine (prov. : Shan-tung, Kiang-su, Shan-si, Ho-peï) (sur *Andropogon Sorghum*) ; Iles Philippines (sur *And. sorghum*) ; Indes orientales (sur *Sorghum vulgare*, *Andropogon halepense*) ; Havai (sur *And. Sorghum*) ; Japon (sur *Andropogon sativa* var. *vulgaris*) ; Turkestan (sur *And. Sorghum*).

Afrique : Egypte (sur *Sor. vulgare*, *Zea mays*) ; Kenya (sur *Zea mays*, *Sorghum candatum*) ; la Réunion (sur *And. arundinaceus*) ; Soudan (sur *Z. mays*, *And. arundinaceus*) ; Tanganyika (sur *And. Sorghum*, *And. arundinaceus*).

Amérique du nord : États-Unis (sur *Sorghum vulgare*, *Zea mays*).
Australie : Sur *Zea mays*.

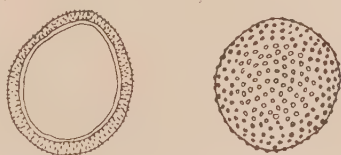


Fig. 19. Spores du *Sphacelotheca Reiliana* (Kühn) Clint. ($\times 1600$).

Europe : Allemagne (sur *Z. mays*, *S. vulgare*) ; Angleterre (sur *S. vulgare*, *Z. mays*). Bulgarie (sur *Sorghum halepense*, *S. vulgare*) ; Caucase (sur *Andr. halepense*) ; Espagne (sur *An. Sorghum*) ; Hongrie (sur *Z. mays*, *S. vulgare*) ; Italie (sur *An. halepense*, *S. vulgare*, *Z. mays*,) ; Portugal (sur *And. Sorghum*) ; Russie, Tchécoslovaquie. (sur *S. vulgare*, *Z. mays*) ; Yougoslavie (sur *And. Sorghum*, *Sorghum saccharalum*), Roumanie (sur *And. halepensis*, *Sor. vulgare*).

XIX. *Sphacelotheca exserta* (McAlp.) YEN. (*Cintractia exserta* McALPINE)

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore envahissant les glumes et les ovaires ; formant un corps allongé ou cylindrique ; émergeant souvent des glumes dans une position irrégulière ; généralement d'une longueur de 7 mm. environ ; d'abord enveloppé d'une fausse membrane mycélienne mince et gris brunâtre qui se rompt bientôt en petits fragments en libérant la masse noire des spores et montrant finalement un corps central noir qui provient des tissus de la plante-hôte.

Caract. microsc. : Spores sphériques ou subsphériques ; brunes ou brun rougeâtre ; paraissant lisses sous l'objectif à sec et finement ponctuées à l'immersion ; généralement d'un diamètre de $6,5 \text{ à } 8,5 \mu$ ou de $6-7-7,5 \times 8,5 \mu$ environ (fig. 20).

Fausse membrane mince ; d'une couleur gris brunâtre ; composée de cellules stériles hyalines, polygonales par suite des pressions réciproques, globuleuses lorsqu'on les isole, dispersées souvent ça et là parmi les spores ; se libérant en chaîne ou en masses globuleuses ; à membrane mince et lisse, d'un diamètre de $7,2 \text{ à } 14,5 \mu$ atteignant beaucoup plus rarement $22,8 \mu$ de longueur.

Habit. et répat. géogr. : Sur *Themada trinda* Fon., aux environs de Tai-ping-men, Nanking, Chine, mai 1930, leg. T. N. LIU.

Australie : Sur *Anthistiria ciliata*.

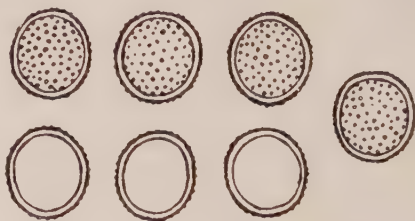


Fig. 20. Spores du *Sphacelotheca exserta* (McAlp.) Yen. ($\times 1200$).

(II). CARACTÈRES DISTINCTIFS

McALPINE (1910) a rangé cette espèce dans le genre *Cintractia* simplement d'après le mode de développement des spores. Mais le sore est enveloppé d'une fausse membrane composée des cellules stériles du champignon et non gélatineuse ; les spores sont fréquemment disséminées en masse brun-purpurine et non noire ; d'autre part elles sont olivâtres sous le microscope, non noir-brun, et ne dépassent pas $8,5 \mu$ de diamètre ; enfin les cellules stériles se trouvent toujours parmi des spores groupées en chaîne ou en

masses globuleuses. Tous ces caractères macroscopiques et microscopiques nous portent à considérer cette espèce comme faisant partie du genre *Sphacelotheca*, ainsi que nous l'avons d'ailleurs précédemment signalé (1935).

XX. *Sphacelotheca sorghi* (LINK.) CLINTON
(*Sorosporium sorghi* LINK)

(I). DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans presque tous les ovaires du pied attaqué, beaucoup plus rarement dans les étamines; formant un corps oblong-cylindrique, atteignant 7 mm. de long; d'abord enveloppé d'une membrane mycélienne blanc-grisâtre; dépassant les bractées dans une position dressée; puis se déchirant du sommet jusqu'à la base du corps en libérant les masses de spores noires et en laissant apparaître visiblement la columelle dressée, formée des tissus de la plante-hôte; l'épaisseur de la columelle diminue vers le sommet et sa surface présente des cannelures saillantes.

Caract. microsc. : Spores sphériques ou subsphériques; noir-brunâtre en tas et brunes ou brun-olivâtre sous le microscope, très finement verruqueuses ou plutôt généralement ponctuées; d'un diamètre de 4,8 à 7,2 μ atteignant rarement 8,5 μ de longueur (fig. 21).

Fausse membrane mince, composée de cellules stériles, hyalines, globuleuses, subglobuleuses ou quelquefois oblongues, généralement d'un diamètre de 8-19,2 μ .

Hab. et répart. géogr. : Sur *Andropogon sorghum* Brot. aux environs de Wen-Chian, Peiping, 7 août 1933, leg. T. N. LIU.

Asie.: Chine (Mandchourie, Ho-peï, Shang-tung), Iles-Philippines, Japon (sur *Sorghum vulgare*); Mésopotamie (sur *Andr. halepense*); Turkestan, Indes orientales (sur *And. halepense*, *Sorghum vulgare*);

Amérique du nord : États-Unis, Porto-Rico, Canada, Jamaïque (sur *S. vulgare*); Cuba (sur *S. vulgare*, *S. halepense*),

Amérique du sud : Argentine (sur *Sorghum vulgare*).

Europe : Tchécoslovaquie, Danemark, Angleterre, France, Autriche, Hollande, Hongrie, Roumanie, Espagne (sur *Sorghum vulgare*); Yougoslavie (sur *S. saccharatum*); Bulgarie (sur *S. scoparium*); Russie (sur *S. vulgare*, var. *mandjuricum*); Allemagne (sur *S. vulgare*, *S. saccharatum*); Italie (sur *S. vulgare*, *S. saccharatum*, *Andr. halepensis mulicus*); Caucase (sur *Andr. halepensis mulicus*, *S. vulgare*); Erythrée (sur *S. vulgare*).

Afrique : Abyssinie, Algérie, Congo français, Soudan, Tanganyika, Kenya, Sénégal, La Réunion, Afrique du sud, (sur *S. vulgare*); Egypte (sur *S. vulgare*, *S. saccharatum*).

Australie : Sur *Andropogon Sorghum*.

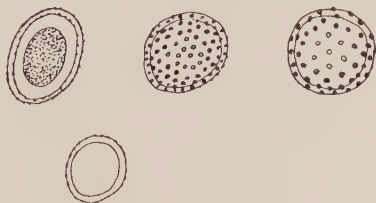


Fig. 21. Spores du *Sphacelotheca Sorghi* (Link.) Clint. ($\times 1600$).

(II) CARACTÈRES DISTINCTIFS

D'après des anciens auteurs comme PRILLIEUX, SACCARDO, CLINTON, McALPINE, les spores de *Sphacelotheca sorghi* sont lisses et à contenu granuleux (CLINTON); nous croyons qu'elles apparaissent lisses quand on les considère sous le microscope avec un objectif à sec, mais à l'aide d'un fort objectif à immersion, on voit distinctement que les spores ne sont pas lisses, surtout au moment de la germination, lorsque le protoplasme se concentre dans le promycélium en laissant les spores vides; à ce moment, en effet, les petites verrues se montrent beaucoup plus nettes qu'auparavant. Nous croyons que c'est l'exospore qui est finement verruqueuse ou bien légèrement ponctuée comme nous l'avons décrite autrefois (1934).

Ce champignon ressemble beaucoup, macroscopiquement au *Sphacelotheca cruenta* qui se trouve toujours sur le même support et attaque également les ovaires de la plante-hôte. Mais il diffère de ce dernier par ses spores plus petites, avec membrane plus mince et moins visiblement verruqueuse.

XXI. *Sphacelotheca cruenta* (KUHN) BUBAK
(*Ustilago cruenta* KUHN)

(I) DESCRIPTION

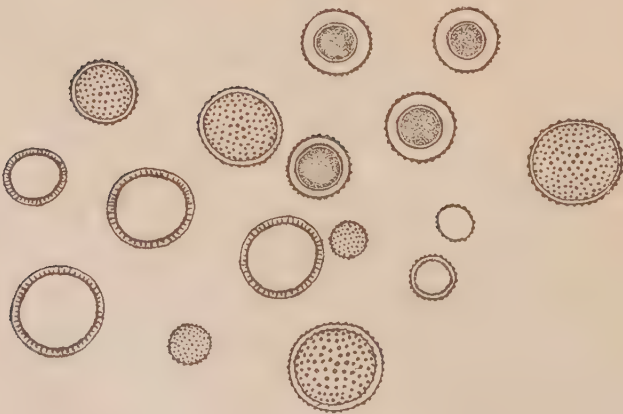


Fig. 22. Spores du *Sphacelotheca cruenta* (Kühn) Bubak. ($\times 1200$).

Caract. macrosc. : Sore se montrant dans tous les ovaires du pied attaqué beaucoup plus rarement sur les pédicelles et sur les petits rameaux de l'inflorescence; formant un corps allongé, atteignant jusqu'à 10 mm. de long; dépassant les bractées dans une position dressée; d'abord enveloppé d'une membra-

ne mycélienne gris blanchâtre; puis se déchirant du sommet jusqu'à la base en libérant les masses de spores brun noir et laissant apparaître visiblement la columelle dressée formée des tissus de la plante-hôte.

Caract. microsc. : Spores sphériques ou subsphériques, brun noir en tas et brunes sous le microscope; nettement et finement verruqueuses (surtout les spores jeunes); à membrane soit très mince soit assez épaisse, fort variable; mesurant de 4,8 à 10,8 μ de diamètre et jusqu'à 12 μ de longueur (fig. 22).

Fausse membrane mince, composée de cellules mycéliennes stériles, hyalines, globuleuses, ovoïdes ou polygonales par suite de la pression réciproque; à membrane assez épaisse, homogène, mesurant de 9,6-16,8 μ de diamètre ou parfois atteignant 22 μ de long.

Hab. et répart. géogr. : Sur *Sorghum vulgare* Pers. (*Andropogon Sorghum* Brot. var. *vulgaris* Hack), à la montagne de Pei-shik (alt. 810m.), sous-préfecture Lai-yuan, province Ho-peï, 27 juill. 1934, leg. K.M. Liou.

Asie : Chine (Ho-peï, Shang-tung, Mandchourie.) (sur *Sorghum vulgare*); Bombay (sur *Andropogon halepense*); Indes (sur *Sorghum vulgare*); Asie Mineure (sur *Andropogon sorghum*, *Sorghum saccharatum*);

Amérique : États-Unis (sur *Andropogon Sorghum*, *Sorghum saccharatum*); Cuba, Haïti, Jamaïque (sur *S. vulgare*, *S. saccharatum*).

Europe : Tchécoslovaquie, Pologne (?), Autriche (sur *S. vulgare*); Allemagne (sur *S. vulgare*, *S. saccharatum*.)

Afrique orientale : Sur *Andropogon halepense*.

(II). CARACTÈRES DISTINCTIFS

Macroscopiquement ce champignon ressemble beaucoup au *Sphacelotheca sorghi* qui attaque également les ovaires du Sorgho; mais il diffère de ce dernier par ses spores plus grosses, ayant une membrane plus visiblement échinulée et plus ou moins épaisse.

CINTRACTIA CORNU

Sore se trouvant dans diverses parties de la plante-hôte, le plus souvent dans les ovaires; formant un corps noir, très ferme et une masse de spores agglutinées; Spores simples, d'une couleur noire-rougeâtre, se développant d'une manière centripète tout autour d'une columelle provenant des tissus de la plante; germination analogue au mode germinatif typique de l'*Ustilago*.

XXII. *Cintractia chinensis* YEN

(I) DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les ovaires; formant un corps subglobuleux et de consistance ferme; d'abord enveloppé des glumes de la plante

nourricière ; puis se montrait en dehors ; d'une couleur ésmmplètement noire ; généralement d'une longueur de 3 mm. environ et 2 ou 2,5 mm. de large. Au sommet du corps se trouve une columelle très visible provenant de la plante-hôte.

Caract. microsc. : Sores sphériques ou subsphériques, parfois à contour polygonal par suite de la pression réciproque exercée ; d'une couleur brun-olivâtre sombre ; à membrane lisse, assez épaisse $1.5-1.8\mu$, qui se distingue nettement du contenu de la spore ei à laquelle adhèrent quelquefois de petits filaments hyalins et courts ; généralement de $16,8-20,5\mu$ de diamètre ou de $20,5-16,8 \times 15-18\mu$; daps le contenu de la spore se trouvent de nombreuses gouttelettes huileuses de forme irrégulière (fig. 23 A).

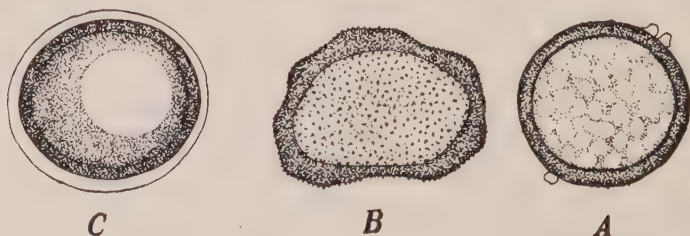


Fig. 23. A, Spore du *C. chinensis* Yen ; B, Spore du *C. caricis* (Pers.) Magn. ; C, Spore du *C. externa* (Griff.) Clint. ($\times 1200$).

Hab. et répat. géogr. : Sur *Kobresia scirpina* Willd (= *Cobresia Bellaridii* Begel.), à la petite montagne de Wu-tai, province de Chahar, nord de la Chine, 2 sept. 1930, leg. H. W. KUNG (n° 1038).

(II) CARACTÈRES DISTINCTIFS

Cette espèce est macroscopiquement très voisine du *Cintractia externa* (GRIFF.) CLINT. et du *Cintractia caricis* (PERS.) MAGN. qui attaquent habituellement aussi des plantes de la famille de *Cypéracées* en formant, dans les ovaires, un sore noir et très ferme. Mais, microscopiquement, *C. caricis* diffère des autres par ses spores tout à fait irrégulières ou polygonales, ayant une membrane verruqueuse, mais d'un aspect sale (fig. 23 : B). Nous avons pu étudier le type de *C. externa* décrit par GRIFFITHS (*Tilletia externa* GRIFF. sur *Carex filifolia* Mont., leg. WILLIAMS et GRIFFITHS, Buffalo, Wyo., août 1898) grâce à M. le docteur C. L. SHEAR qui a bien voulu nous le communiquer. On voit que ses spores sont d'une couleur brun noir foncé sous le microscope à lumière forte, avec une membrane ne se distinguant pas nettement du contenu de la spore ; au milieu de la spore se trouvent non plusieurs gouttelettes huileuses et irrégulières, mais une seule, grande (beaucoup plus rarement 2 ou 3). Ces spores (fig. 23 : C.) sont surtout carac-

térisées par une membrane hyaline (l'épispore) qui a une épaisseur de $3,6\ \mu$ environ et qui manque toujours chez *C. chinensis*. Tous ces caractères importants nous ont conduit à distinguer notre espèce du *C. externa* ainsi que nous l'avons signalé dans une note précédente (1935).

III. Tilletiaceæ Schröt

Sore formant une masse de spores poudreuse, localisée dans les tissus de la plante ; germination des spores présentant un promycélium au sommet duquel se forment plusieurs sporidies qui peuvent s'anastomoser deux à deux et donner ensuite soit des sporidies secondaires, soit des filaments mycéliens.

Clé pour la détermination du genre.

- 1° Spores simples, isolées les unes
des autres *Tilletia*
- 2° Spores groupées en globes ;
spores fertiles enveloppées
par des cellules stériles..... *Urocystis*

D. TILLETIA Tulasne

Sore dans diverses parties de la plante-hôte, mais le plus souvent dans les ovaires, formant une masse poudreuse noire olivâtre, répandant quelquefois une odeur fétide ; spores simples, libres, grosses, se formant souvent au sommet d'un mycélium fertile ; germination des spores présentant un promycélium dépourvu de cloison au sommet duquel se produisent plusieurs sporidies qui, en se conjuguant deux à deux, émettent des sporidies secondaires et des mycéliums parasites.

XXIII. *Tilletia levis* KÜHN

(I) DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les ovaires ; envahissant en général tous les grains d'un pied attaqué ; d'abord enveloppé des bractées ; puis montrant, à la maturité, des grains cariés ovoïdes ou oblongs, gris brunâtres, plus courts et plus épais que les grains sains et de 5 à 8 mm. de long ; renfermant uniquement une poussière brune qui répand une odeur très fétide surtout à l'état jeune.

Caract. microsc. : Spores sphériques ou subsphériques et souvent rugues ; à membrane complètement lisse ; d'un brun clair ; mesurant généralement de $15-19 \times 15-26 \mu$ (fig. 24).

Habit et répat. géogr. : Sur *Triticum vulgare* Vill., aux environs de Peiping ; Chine, juin 1930.

Asie : Chine (prov. : Ho-peï, Kiang-su, Heh-lung-kiang,) (sur *Triticum vulgare*).

Amérique du nord : États-Unis (sur *T. vulgare*).

Australie : Sur *T. vulgare*.

Europe : Allemagne, Angleterre, Belgique (sur *T. vulgare*) ; Danemark (sur *T. sativum*, *T. aestivum*) ; Roumanie, Russie, Suisse (sur *T. vulgare*) ; Tchécoslovaquie (sur *T. vulgare*).



Fig. 24. Spores du *Tilletia levis* Kühn. ($\times 1000$).

(II) CARACTÈRES DISTINCTIFS

Sur le même support se trouve également une autre espèce de *Tilletia* : *T. tritici*. Celle-ci attaque aussi les ovaires du Blé, mais elle diffère du *T. levis* par ses spores réticulées ; par contre, le mode de germination des spores du *T. levis* est tout à fait analogue à celui du *T. tritici*.

XXIV. *Tilletia tritici* (BJERK) WINT.

(*Lycoperdon tritici* BJERK.)

(I) DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les ovaires ; envahissant en général tous les grains d'un pied attaqué (l'épi reste toujours dressé) ; d'abord enveloppé normalement par les bractées ; montrant, au moment de la moisson, des grains cariés, gris-brunâtres, plus courts et plus épais que les grains sains, et ne renfermant qu'une poudre brun-noire qui répand une odeur fétide.

Caract. microsc. : Spores sphériques ou subsphériques ; à membrane épaisse et ornée d'un réseau saillant à mailles polygonales de dimensions variées (2,5-3,6-6 μ de diamètre) ; d'une couleur brun sombre ; d'un diamètre de 18,8 à 23,5 μ (fig. 25.)

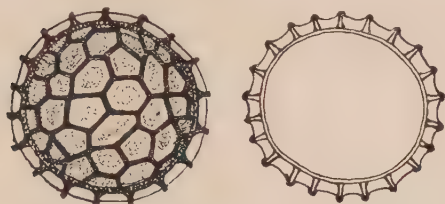


Fig. 25. Spores du *Tilletia tritici* (Bjerk.) Wint. ($\times 1200$).

Hab. et répart. géogr. : Sur *Triticum vulgare* Vill., à Lanchiao, province de Chê-kiang, juin 1930.

Asie : Chine (provs. : Kiang-su, Siu-yuan) (sur *Tr. vulgare*) ; Indes orientales (sur *Tr. vulgare*).

Amérique du nord : Etats-Unis (sur *Tr. vulgare*).

Australie : Sur *Tr. vulgare*.

Europe : Allemagne, Angleterre (sur *Tr. vulgare*) ; Belgique (sur *T. sativum*, *T. durum*, *T.*

speltum) ; Bulgarie (sur *T. vulgare*) ; Danemark (sur *T. sativum*) ; France (sur *T. vulgare*) ; Italie (sur *T. sativum*, *T. durum*, *T. speltum*) ; Russie, Suède (sur *T. vulgare*) ; Suisse (sur *T. vulgare*, *T. speltum*, *T. durum*, *T. turgidum*, *T. monocoecum*) ; Yougoslavie (sur *T. vulgare*) ; Roumanie (sur *T. monocoecum*, *T. vulgare*).

XXV. *Tilletia Barclayana* (Bref.) Sacc. et Syd.

(= *Neovossia Barclayana* BREFELD.)

(I) DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les ovaires ; formant un corps ovoïde, oblong, parfois cylindrique ; généralement de 3 à 5 mm. de long ; dépassant des glumes ; d'abord enveloppé d'une membrane assez épaisse ; puis se déchirant par les fentes qui laissent échapper la masse charbonneuse.

Caract. microsc. : Spores variant notablement de formes, de dimensions, de couleurs, d'ornementations selon l'âge : *jeunes spores* sphériques ou oblongues, souvent aussi irrégulières par suite de la pression réciproque exercée ; d'une couleur variant du jaune pâle au brun foncé, enveloppées par une membrane (périspore) hyaline, mince, gélatineuse, qui présente généralement un mamelon plus ou moins allongé ; à exospore très épaisse couverte de verrues (ou plutôt ornée de petits trous) plus ou moins distinctes selon l'âge (fig. 26 : B) ; *spores mûres* isolées les unes des autres, sphériques ou subsphériques ; presque noires (même vues au microscope) ; à exospore noir-marron, ornementée d'un réseau à petites mailles polygonales (ou irrégulières) de 2 à 3 μ de large et à ailes de 2 à 2,5 μ de hauteur ; munies d'une membrane (périspore) hyaline, très mince, qui présente parfois des mamelons hyalins, plus nombreux et moins grands que ceux des spores jeunes ; d'un diamètre de 21,6 à 25,5 μ atteignant rarement une longueur de 28 μ (fig. 26 : A).

Hab. et réart. géogr. : Sur *Pennisetum alopecuroides* (L.) Spreng, à Hsi-shan, aux environs de Peiping, nord de la Chine, 24 sept. 1929, leg. T. N. Liou.

Asie : Inde (sur *Pennisetum triflorum*).

(II) CARACTÈRES DISTINCTIFS

D'après le mode de germination des spores qui ressemble beaucoup à celui du genre *Neovossia*, BREFELD (1895) a signalé pour la première fois cette espèce sous le nom de *Neovossia Barclayana*. Par contre, en se basant sur la morphologie du champignon, SACCARDO et SYDOW l'ont rattachée, plus tard, au genre *Tilletia*, ce que nous croyons préférable.

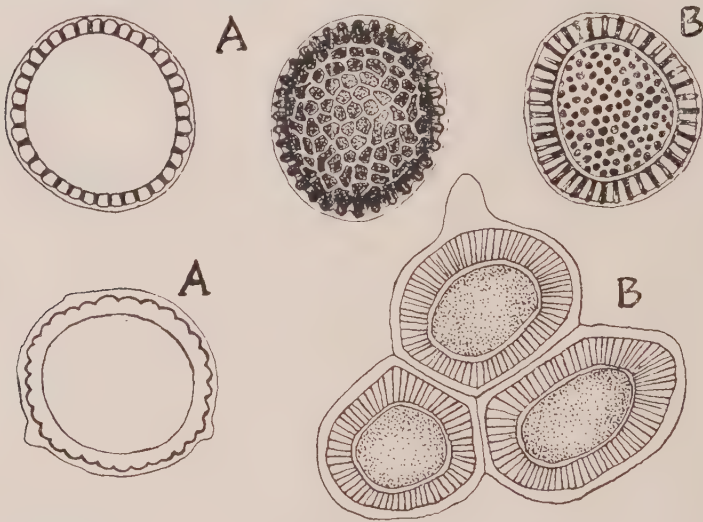


Fig. 26. Spores du *Tilletia Barclayana* (Bref.) Sacc. et Syd. ($\times 1000$).

Nous avons étudié avec soin au Muséum de Berlin le type de ce champignon qui attaquait les ovaires de *Pennisetum triflorum* à Simla, Inde Orientale (BARCLAY). Mais on distingue nettement en comparant le type à nos échantillons, que la forme chinoise présente des spores plus grosses et d'une couleur relativement plus foncée.

E. UROCYSTIS Rab.

Sore dans les feuilles, les pétioles et les tiges, rarement dans d'autres parties de la plante ; formant une masse pulvérulente noire ; globes sporaux persistants, composés à la périphérie par

les spores stériles peu colorées et au centre par les spores fertiles ; spores généralement brun-noir, de taille variable ; germination des spores produisant, au sommet du promycélium, un groupe de sporidies qui en germant donnent soit des sporidies secondaires, soit des mycéliums d'infection.

XXVI. *Urocystis tritici* KÆRNIKE

(I) DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore dans les feuilles et les gaines, entre les nervures, ou souvent dans les chaumes alors altérés, contournés, et déformés dans leur partie supérieure, ou même dans les tiges et occasionnellement dans les glumes ; formant des stries linéaires charbonneuses, saillantes, très allongées, parallèles ; d'abord couvert par l'épiderme de la plante hôtalière, d'une couleur gris-plombé, qui se déchire longitudinalement en laissant échapper la poussière noire des spores.

Caract. microsc. : Globes sporifères sphériques, ellipsoïdes, oblongs, ou quelquefois de formes variables ; d'un brun clair allant jusqu'au brun noir ; mesurant généralement de $16,8$ à $38,5\mu$ de diamètre.

Spores fertiles sphériques, subsphériques ou ovoïdes ; groupées généralement par 1 à 4 dans un globe, plus rarement 5 ; avec une membrane lisse, brune ; de $13,2$ - $15,6\mu$ de diamètre ou mesurant de 18 - $20,5 \times 14,4$ - $15,6\mu$.

Spores stériles sphériques ou subsphériques ; tapissant toute la surface du globe ; d'une couleur brun-jaunâtre pâle ; avec une membrane lisse et mince ; de $10,8$ - 12μ de longueur (fig. 27).

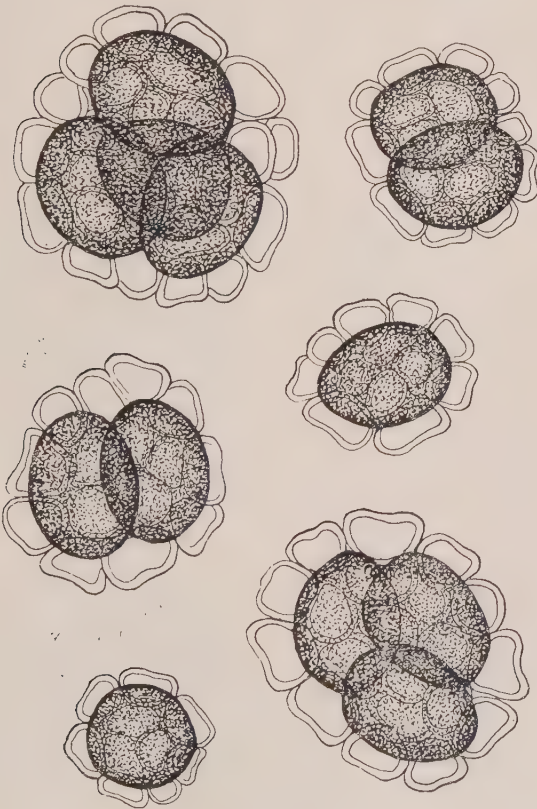


Fig. 27. Spores de l'*Urocystis tritici* Kørnike. ($\times 1000$).

Hab. et répart. géogr. : Sur *Triticum vulgare*, à la sous-préfecture de Mu-ping près de Chefoo, province Shan-tung, nord de la Chine, 28 mai 1930, leg. T. N. Liou.

Asie : Japon (sur *Triticum sativum* var. *vulgaris*)

Australie méridionale (sur *Triticum vulgare*).

(II) CARACTÈRES DISTINCTIFS

Macroscopiquement ce champignon ressemble beaucoup à l'*Urocystis occulta* qui attaque également les feuilles et d'autres organes du Blé. Mais, d'après les échantillons de l'herbier du Muséum de Paris, cette dernière espèce diffère de la nôtre par la couleur des spores fertiles beaucoup plus foncée (brun noirâtre) et par la membrane des spores stériles plus épaisse.

XXVII. *Urocystis Dioscoreæ* Syd.

(I) DESCRIPTION

Caract. macrosc. : Sore se trouvant dans les tiges, les pétioles et le plus souvent dans toutes les nervures d'une feuille attaquée ; formant des

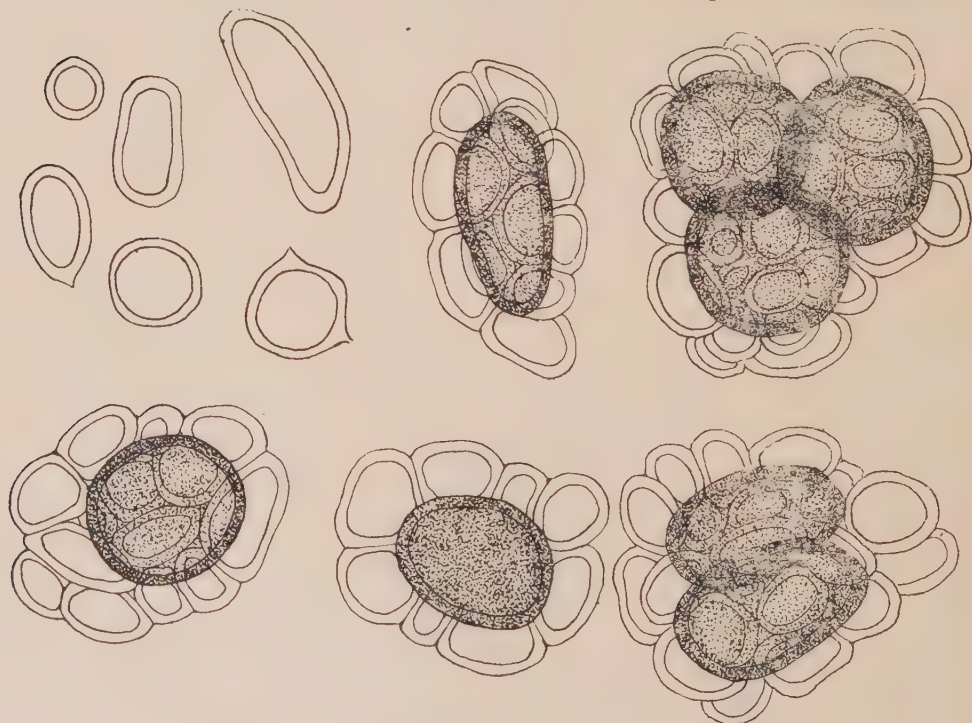


Fig. 28. Spores de l'*Urocystis Dioscoreæ* Syd. (×1200)

corps fermes, longs et de formes irrégulières (ceux qui se développent dans les nervures de la feuille présentent souvent l'aspect d'une nervation du limbe saillante et visiblement noire lorsqu'on l'examine par transparence ; d'abord couvert par l'épiderme de la plante-hôte ; puis se déchirant par la rupture de cette épiderme et laissant échapper les masses charbonneuses de spores noires.

Caract. microsc. : Globes des spores globuleux, oblongs, quelquefois irréguliers ; composés d'une dizaine à une trentaine de spores stériles à la périphérie et de 1 à 3 (parfois 4) spores fertiles au centre ; brun foncé, généralement d'un diamètre de $16,5 - 33,5\mu$ ou de $26,5 - 33,5 \times 16,5 - 20\mu$.

Spores fertiles sphériques, subsphériques, ovoïdes ou oblongues ; noires en tas, brun foncé sous le microscope ; à membrane lisse et assez épaisse ($1,8\mu$) ; entourées des spores stériles sur toute la surface ; d'un diamètre de $9-16\mu$, ou de $14,5-18,4 \times 8,3-13,3\mu$ (fig. 28).

Spores stériles généralement sphériques quand elles sont libérées, mais souvent oblongues ou oblongues-convexes et parfois polygonales par suite de la pression réciproque exercée ; tapissant toute la surface du globe de spores fertiles ; d'un brun clair ; à membrane lisse et relativement épaisse ($1,5\mu$) ; d'un diamètre de $5,5-10\mu$, ou de $11,6-20 \times 6,65-13,3\mu$.

Hab. et répart. géogr. : Sur *Dioscorea quinqueloba* Thunb., dans les bois humides, à Hsuingerhling, sous-préfecture de Lu-shih, province de Ho-nan, 20 juin 1935, leg. K. M. Liou.

Japon (sur *Dioscorea Tokora*).

DEUXIÈME PARTIE

(Étude biologique et cytologique des Ustilaginées de Chine)

Nous exposerons, dans cette deuxième partie, le détail des essais de germination des spores relatifs à seize espèces d'Ustilaginées chinoises, ainsi que les résultats de nos études cytologiques sur dix espèces. Nous avons pu suivre tout le cycle évolutif de la plupart d'entre elles. De cet ensemble d'observations, nous croyons pouvoir tirer une interprétation du problème de la sexualité des Ustilaginées.

I. *Ustilago cynodontis* P. HENN.

(I). — GERMINATION DES SPORES

BREFELD (1895) a fait germer, pour la première fois, des spores de ce champignon dans l'eau et sur d'autres milieux nutritifs. Mais il n'a pas pu obtenir la germination sur l'eau pure. McALPINE (1910) a étudié également la germination des spores qui poussent aussi bien, selon lui, sur l'eau que sur les milieux nutritifs.

Personnellement nous avons fait aussi des essais de germination des spores de cette espèce, à 23° C. environ, sur différents milieux liquides. Mais sur l'eau ordinaire les spores ne manifestent aucune activité germinative. Cela contraste avec ce qui a été décrit par McALPINE et est conforme à l'avis de BREFELD.

Sur l'eau de carotte, les spores germent très rapidement en 12 heures. Elles donnent souvent un promycélium cloisonné, ordinairement en 3 cellules. D'une manière irrégulière, les cellules promycéliennes produisent souvent des mycéliums latéraux filamenteux au lieu de donner des sporidies normales,

Il nous semble, ainsi que nous l'avons signalé d'autre part (1935), que l'eau de Czapek et le moût de bière dilué sont des milieux très favorables à la croissance de cette espèce : la germination s'y opère normalement et de façon tout à fait typique. Généralement les spores germent en 12 heures en émettant un promycélium septé presque constamment en trois cellules dont chacune produit une sporidie ovoïde (Pl. VIII : 1, 2, 3, 4). Le promycélium se cloisonne beaucoup plus rarement en deux cellules et presque jamais en quatre comme dans d'autres espèces d'*Ustilago* (Pl. VIII : 7) ; de sorte qu'on voit, en général, trois sporidies se former latéralement et terminalement sur un promycélium (Pl. VIII : 3).

Souvent les spores germent, quelque soit le milieu utilisé, en émettant à la fois deux promycéliums qui s'orientent habituellement dans deux directions opposées ; l'un se divise normalement en trois cellules et produit trois sporidies, tandis que l'autre ne se cloisonne pas, mais donne simplement, au sommet, une ou deux sporidies allongées (Pl. VIII : 5, 6, 8). Quelquefois deux promycéliums, provenant de la même spore germinente, s'orientent selon une direction unique et sortent du même pore germinatif. Ceux-ci se cloisonnent simultanément en deux ou trois cellules qui peuvent naturellement produire des sporidies normales (Pl. VIII : 13, 14).

Les promycéliums mesurent généralement de $2,5 \times 15,5 \mu$, et ceux qui poussent sur des milieux solides peuvent atteindre $3,5 \times 24 \mu$ (Pl. VIII : 16).

Les sporidies, ordinairement de $1,8-3 \times 4,8-12 \mu$, se multiplient rapidement par bourgeonnement à la façon des levures, à la surface du milieu, ou bien en restant attachées au promycélium qui les a produites. Sans s'isoler les unes des autres, celles-ci présentent souvent un aspect de chaîne (Pl. VIII : 9). Quatre ou cinq jours après l'ensemencement, les sporidies émettent abondamment des mycéliums minces et longs, simples ou ramifiés et qui peuvent pénétrer, comme on l'a constaté, dans les tissus de la plante-hôte (Pl. VIII : 15, 17).

(II). — DÉVELOPPEMENT DU CHAMPIGNON ET FORMATION DES SPORES

Nous avons suivi avec soin le développement de ce champignon

en culture artificielle. Parmi les milieux solides utilisés, les plus favorables sont le milieu d'épreuve de Sabouraud et le moût de bière gélosé. Sur ces milieux, les filaments mycéliens se développent très rapidement, ainsi que nous le montre l'exemple suivant :

Culture sur le milieu de Sabouraud en tube à essai.

Ensemencement des sporidies le 1^{er} août 1934.

Température : 25° C.

2 août (au bout d'un jour) : Les petites colonies blanches et d'un aspect laiteux se produisent abondamment. C'est le moment où les sporidies allongées en forme de bâton se multiplient rapidement par bourgeonnement.

3 août (après deux jours) : Les colonies se réunissent et des traînées longues, blanches, se forment sur la surface du milieu. En examinant au microscope on voit que les sporidies soit se multiplient par bourgeonnement, soit émettent, à l'une ou à leurs deux extrémités, des filaments mycéliens minces et longs, simples ou quelquefois ramifiés.

6 août (après cinq jours) : Les traînées blanches et de petites colonies laiteuses confluent rapidement pour former une couche brillante, relativement épaisse, d'une teinte blanc-jaunâtre et à surface finement froissée ou bien typiquement méruloïde. En même temps, sous l'influence de la culture du champignon, le milieu acquiert une teinte claire fauve-rougeâtre.

9 août (après huit jours) : La culture s'épaissit davantage et présente aux bords une teinte rose-rougeâtre. Les mycéliums poussent continuellement et seulement sur la surface du milieu. Ils ne pénètrent presque jamais dans l'intérieur de celui-ci.

17 août (après seize jours) : La culture s'est épaissie successivement jusqu'à atteindre une épaisseur d'un centimètre environ. Elle offre une teinte plus foncée, en général brun-olivâtre, et présente simplement un aspect humide. Sur toute la surface de la culture se produisent à nouveau de petites granulations saillantes. A ce moment, à cause de l'épuisement du milieu nutritif, la multiplication des sporidies à la façon des levures s'arrête presque, tandis que les mycéliums filamenteux et ramifiés poussent très favorablement.

De 23 août au 15 septembre (après trois semaines et jusqu'à six semaines) : Au fur et à mesure que le milieu se dessèche, la couleur de la culture fonce progressivement jusqu'au brun-noirâtre, tandis que la partie inférieure du tube à essai reste encore humide et d'une teinte brun-olivâtre. En même temps, sur toute la surface de la culture, on voit nettement se produire de grosses taches irrégulières, farineuses et blanchâtre, qui plus tard conflueront pour former une couche veloutée extrêmement mince. En examinant celle-ci, on voit de petites conidies aériennes se produire abondamment au sommet des mycéliums minces et multiseptés. A ce moment la culture ne présente plus l'aspect méruloïde typique. Aux bords de la partie supérieure de la culture, de petites taches blanches et irrégulières se forment. Si on examine ces dernières aux faibles grossissements (obj. 3 + ocul. 5 ou 20), on peut distinguer nettement, parmi des mycéliums vieillis, les jeunes chlamydospores arrondies qui se disposent soit en chaîne, soit en masse (Pl. VIII : 24). En examinant au microscope avec objectif fort, on voit très facilement (sous l'action du bleu coton, dans la glycérine, même dans l'eau ordinaire) les jeunes spores arrondies ou ovoïdes, à membrane double, isolées ou adhérant au mycélium, d'un diamètre de 4,8-8,4 μ , ou bien mesurant de 6-8 $\times$ 8,4-11 μ (Pl. VIII : 18, 19, 20, 21, 22, 23, 25, 26).

Quand on sème de nouveau les sporidies sur le milieu frais, la culture présente toujours le même phénomène dont on a parlé ci-dessus. Mais lorsqu'on remet des mycéliums filamenteux sur le milieu frais, la culture montre un aspect tout à fait différent de celui qu'elle offre à l'ordinaire. D'abord les mycéliums s'allongent, se ramifient et se cloisonnent en plusieurs cellules. La culture montre un aspect humide. Puis aux bords de la colonie géante, on remarque nettement des zones de filaments mycéliens qui croissent uniquement à leur tour et s'étendent tout au long de la surface du milieu. Au fur et à mesure que la colonie s'agrandit, au centre de la culture les mycéliums s'allongent vers le haut pour former des poils dressés, fins, blanchâtres et ondulés qui donnent à la surface de la colonie géante un aspect très spongieux ou plutôt lâchement velouté (Pl. xxv : 9). Plus tard (après deux mois), la culture devient brun-noir ou toute noire par le vieillissement.

II. *Ustilago levis* (KELL. et SW.) MAGN.

(I). — GERMINATION DES SPORES

La germination des spores de ce champignon est très facile à réaliser ; elle a été décrite par plusieurs auteurs : KELLERMAN et SWINGLE (1890), HERZBERG (1895), APPEL et GASSNER (1907), etc... En général, comme nous (1935) l'avons aussi décrit, sur le milieu nutritif liquide ou solide les spores germent très rapidement en 5 ou 6 heures à 25° C. ou en 15 heures à 17° C. environ, en émettant un promycélium cloisonné en quatre cellules. Sur ces dernières se produisent, au niveau des cloisons, quatre sporidies ovoïdes (*fig. 29 : 16*). Le plus souvent aussi, deux cellules du promycélium voisines communiquent entre elles par une anastomose latérale, de sorte qu'on voit généralement un promycélium se présenter avec deux communications latérales en forme de coude ou de boucle (*fig. 29 : 1, 2*). Ces dernières peuvent s'allonger et émettre un filament mycélien qui se cloisonne, plus tard, en plusieurs sections et produit parfois des sporidies allongées (*fig. 29 : 5, 12*). Si les deux cellules promycéliennes médianes communiquent entre elles, alors la première et la quatrième cellules tantôt se lient, à leur tour, par un autre canalicule en forme de grande boucle (*fig. 29 : 3*), tantôt s'anastomosent avec une autre cellule du promycélium d'origine différente (*fig. 29 : 11, 13, 14*). Morphologiquement on voit, à l'aide de cette communication, soit le contenu d'une cellule passer dans l'autre, soit le protoplasme de deux cellules anastomosées se transporter complètement dans le mycélium latéral et laisser les deux cellules initiales vides (*fig. 29 : 10*).

Les anastomoses peuvent s'opérer non seulement entre deux sporidies isolées, entre deux cellules du même promycélium, mais aussi entre les cellules de promycéliums d'origine différente, de sorte qu'on voit deux ou trois, quelquefois quatre, promycéliums se lier ensemble (*fig. 29 : 11, 13, 14*).

Les sporidies peuvent se multiplier sur la surface du moût de bière à la façon des levures par bourgeonnement ou bien germer isolément en donnant un mycélium mince qui s'anastomose, plus tard, avec un autre mycélium du même genre (*fig. 29 : 4, 6, 7, 8*).

D'après nos observations sur des essais de germination, nous

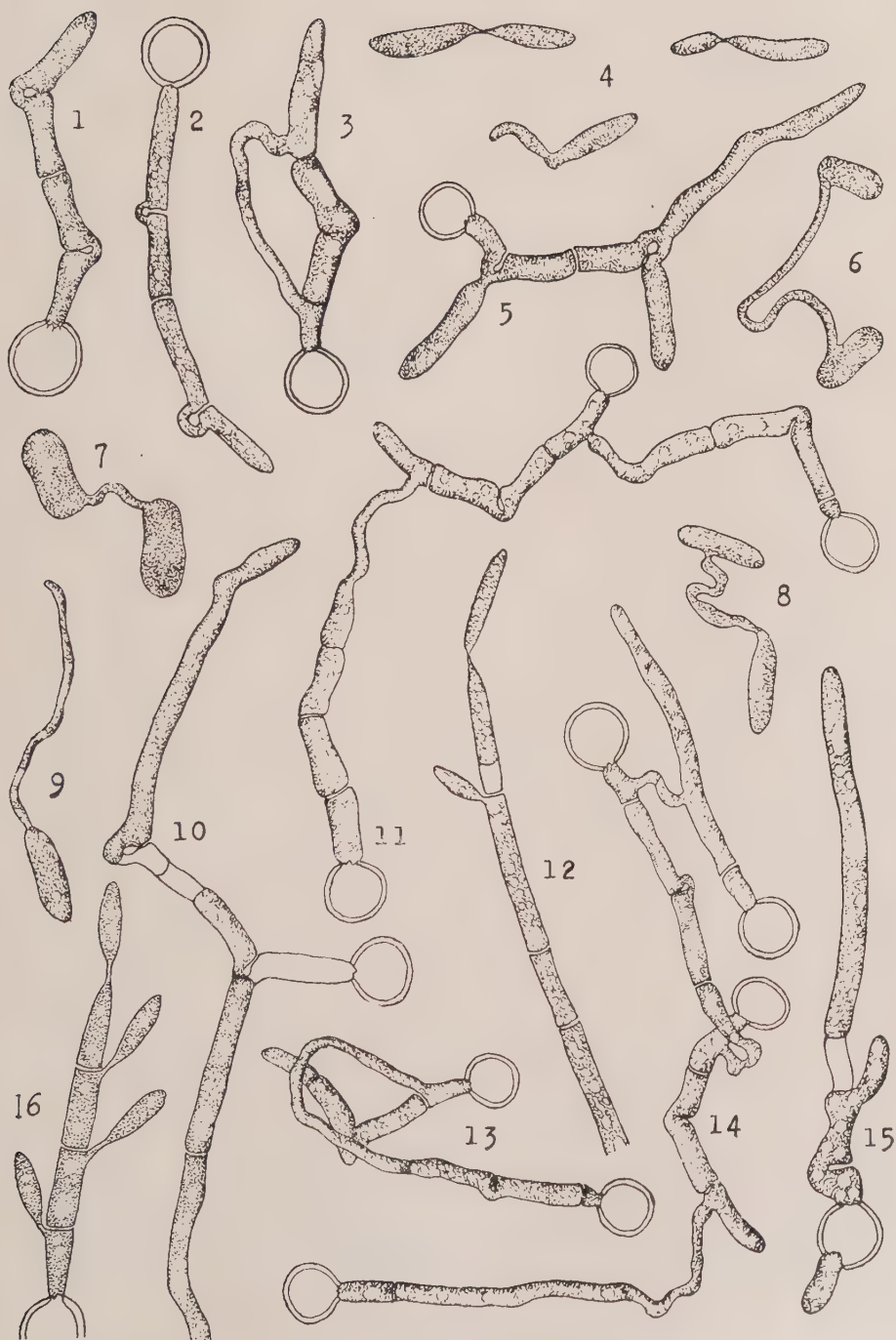


Fig. 29. *Ustilago levis* : Germination des spores (explication dans le texte).

pouvons résumer, à nouveau, les caractères germinatifs de cet *Ustilago* selon deux modes différents :

a) Une spore donne un promycélium qui se divise en quatre cellules sur lesquelles se produisent quatre sporidies. Celles-ci soit se multiplient par bourgeonnement, soit s'anastomosent deux à deux pour former un mycélium long (mode de germination des spores d'*Ustilago violacea*).

b) Une spore donne un promycélium septé en quatre cellules qui s'anastomosent immédiatement deux à deux, par une communication latérale, et émettent des mycéliums minces et longs (mode de germination des spores d'*Ustilago nuda*).

(II). — CARACTÈRES CYTOLOGIQUES

DICKINSON (1927), étudiant la physiologie et les caractères génétiques des Ustilaginées, a signalé que tous les phénomènes cytologiques dont ce champignon est le siège, sont analogues à ceux de l'*U. hordei* dont nous parlerons plus loin. Mademoiselle WANG (1934) constate que, dans cet *Ustilago*, le noyau diploïde se divise, le plus souvent, dans la spore avant la production du promycélium. Elle a signalé, en même temps, qu'il y a quatre chromosomes à la métaphase de la première division nucléaire. Mais comme on peut le voir sur ses dessins, en ce qui concerne la mitose il n'y a ni fuseau achromatique ni centrosomes, mais seulement quelques granulations noires dans la chlamydospore. Ce sont là très probablement des corpuscules métachromatiques qui se trouvent souvent très nombreux au moment de la germination surtout dans les préparations fixées par la méthode de BOUIN dont Mademoiselle WANG s'est servie. Cet auteur qui nie toujours une signification sexuelle aux anastomoses qui s'opèrent entre les sporidies, a observé que les articles uninucléés deviennent, après une division nucléaire, des cellules binucléées qui peuvent se transformer, plus tard, en chlamydospores.

Nous avons étudié aussi la cytologie de cette espèce. Les matériaux développés dans nos cultures, sont fixés, à différents stades, soit au liquide de FLEMMING faible, soit au picroformol de BOUIN. Après fixation, des colorations à l'hématoxyline mettent en évidence toutes les figures d'évolution nucléaire distinctement

nettes. Le noyau diploïde ne se divise pas dans la spore, mais le plus souvent, à l'intérieur du promycélium dans lequel il s'engage (Pl. ix : 1). A la métaphase de la première mitose, on distingue à la fois un fuseau très achromatique et deux chromosomes placés à l'équateur (Pl. ix : 2). Ces figures présentent les mêmes caractères que ceux qui se produisent chez d'autres espèces d'*Ustilago* (*U. tritici*, *U. nuda*...). Ainsi se forment, dans un jeune promycélium, deux noyaux lorsque la télophase prend fin (Pl. ix : 3, 4, 5). Ceux-ci se divisent, à leur tour, simultanément ou l'un après l'autre, en montrant également deux chromosomes à la métaphase de la deuxième division nucléaire (Pl. ix : 6, 7). Pendant que les quatre noyaux se forment dans un promycélium qui se cloisonne également en quatre cellules dont chacune reçoit un noyau, deux anastomoses latérales se produisent presque aussitôt entre deux de celles-ci (Pl. ix : 15). Si les cellules médianes du promycélium communiquent d'abord l'une avec l'autre, alors les deux autres, placées aux deux extrémités du promycélium, s'anastomosent, à leur tour, à l'aide d'une longue communication canaliculaire (Pl. ix : 13, 14). De toute façon, grâce aux anastomoses, tantôt le noyau de l'une des cellules anastomosées s'introduit dans l'autre pour constituer une cellule à dikaryon qui en germant émet un filament à cellules binucléées (Pl. ix : 11, 14, 17), tantôt les noyaux des cellules anastomosées se transportent directement, en même temps, dans un mycélium latéral (Pl. ix : 10, 13, 16). D'une manière normale, tous les filaments à cellules binucléées peuvent se développer indéfiniment, par mitose conjuguée, en donnant des mycéliums ramifiés, cloisonnés et à cellules également binucléées (Pl. ix : 18, 19).

Celles-ci peuvent certainement parasiter une plante et produire des chlamydospores dans lesquelles s'opère la fusion nucléaire.

III. *Ustilago hordei* (PERS.) KELL. et SW.

(I). — GERMINATION DES SPORES

Nous savons que la germination des spores de ce champignon a été décrite par plusieurs auteurs en particulier KELLERMAN et SWINGLE (1890), BREFELD (1895), HERBERG (1895), McALPINE (1910), SARTORIS (1924), SCHAFFNIT (1926), RUMP (1926), KHARBUSH (1927), HUTTIG (1931), etc.. En général, les spores germent

sur l'eau ou les milieux nutritifs en donnant un promycélium septé en trois ou quatre cellules. Chacune de ces dernières porte une sporidie qui se multiplie, plus tard, à la façon des levures. Les anastomoses entre deux cellules du promycélium s'observent très facilement.

Nos échantillons récoltés en juin 1930 à Peiping par M. T. N. LIOU, ont été conservés dans un tiroir durant six ans et cependant la vitalité des spores s'est maintenue vigoureuse. Nous avons fait des essais de germination des spores sur divers milieux (eau stérilisée, eau ordinaire, eau de Sabouraud, moût de bière dilué, milieu aqueux de Czapek) à températures différentes, allant de 15° jusqu'à 25° C. environ. Généralement, les spores, placées sur l'eau, manifestent une activité de germination moins favorable. Par contre, quand on les sème sur des solutions nutritives, elles germent très facilement ainsi qu'il suit :

1° *Sur l'eau* : Les spores germent d'une manière beaucoup moins favorable que sur une solution nutritive. En général les promycéliums se produisent en 30 heures, quelquefois en deux jours. Ils se cloisonnent souvent en trois ou quatre cellules. Entre deux de ces dernières se forme constamment une anastomose en forme de coude ou de grande boucle suivant la distance qui sépare les cellules qui la fournissent (Pl. x : 1, 2, 3, 6, 7). Après la communication d'anastomose, les cellules du promycélium donnent des filaments mycéliens minces qui s'allongent continuellement et en même temps se cloisonnent en plusieurs sections. Par une migration du protoplasme vers le sommet du filament on voit morphologiquement la partie initiale se vider petit à petit, se mortifier et se cloisonner très nettement.

Souvent la spore émet, sur ce milieu, plusieurs promycéliums qui s'orientent soit latéralement, soit dans deux directions opposées (Pl. x : 4, 8), puis s'allongent rapidement en se cloisonnant en plusieurs cellules et se ramifient en plusieurs mycéliums minces qui s'anastomosent plus tard entre eux (Pl. x : 8).

Parfois, une spore donne seulement un promycélium mince et septé en plusieurs cellules comme les filaments mycéliens ordinaires. Mais nous n'avons jamais observé, sur ce milieu, des sporidies proprement dites.

2° *Sur le moût de bière dilué et l'eau de Czapek* : Sur ces deux

milieux, les modes de germination sont presque identiques. A 25° C. environ, les spores germent très rapidement en 7 ou 8 heures. Elles émettent ordinairement un promycélium septé typiquement en quatre cellules (Pl. x : 9). Presque aussitôt, au niveau des cloisons et au sommet du promycélium, se produisent quatre sporidies ovoïdes ou plus ou moins allongées ($2,5-3,3 \times 6,5-8,3 \mu$) (Pl. x : 10). Celles-ci peuvent se multiplier directement comme des levures tantôt en restant attachées au promycélium, tantôt en se libérant sur la surface du milieu (Pl. x : 11).

Les quatre cellules du promycélium ne produisent pas toujours des sporidies proprement dites, mais peuvent s'anastomoser immédiatement deux à deux par une communication mince en forme de coude ou de grande boucle. Sur cette anastomose se produit généralement un mycélium latéral mince qui s'allonge en se divisant en plusieurs cellules.

Quelquefois, au lieu de donner des sporidies proprement dites et des anastomoses ordinaires, la cellule promycélienne émet directement un filament latéral mince et long qui s'anastomose, plus tard, avec un autre d'origine différente (Pl. x : 12, 13).

3° *Sur l'eau de Sabouraud* : A la même température (25° C.) les spores germent en donnant régulièrement un promycélium assez épais, septé en quatre cellules dont chacune produit toujours une sporidie proprement dite mesurant de $2,5-4 \times 6,5-9,2 \mu$ (Pl. x : 14). Les sporidies ne tardent pas à se multiplier sur la surface du liquide comme les levures et peuvent aussi germer isolément en donnant des mycéliums ordinaires (Pl. x : 15). Entre deux sporidies se produit souvent une anastomose (Pl. x : 16, 17). Par contre nous n'avons pas observé, sur ce milieu, des anastomoses en forme de coude entre deux cellules du promycélium. Beaucoup plus rarement des spores donnent seulement un promycélium simple qui s'allonge directement en se divisant en plusieurs cellules comme sur d'autres milieux.

En tout cas, nos différents essais nous conduisent à confirmer le fait que la germination des spores de ce champignon présente, selon les divers milieux de culture, quatre modes :

a) Les spores germent en émettant un promycélium septé typiquement en quatre cellules dont chacune porte une sporidie.

b) Les spores germent en donnant un promycélium divisé

en quatre cellules ; deux de ces cellules voisines s'anastomosent constamment.

c) Les spores germent en émettant seulement un promycélium simple qui s'allonge et se ramifie en se cloisonnant, selon plusieurs sections.

d) Il arrive quelquefois qu'une spore donne plusieurs promycéliums qui s'allongent, se cloisonnent et se ramifient en plusieurs mycéliums qui s'anastomosent plus tard, l'un avec l'autre.

On peut ainsi résumer schématiquement les quatre modes de germination par les figures suivantes (fig. 30).

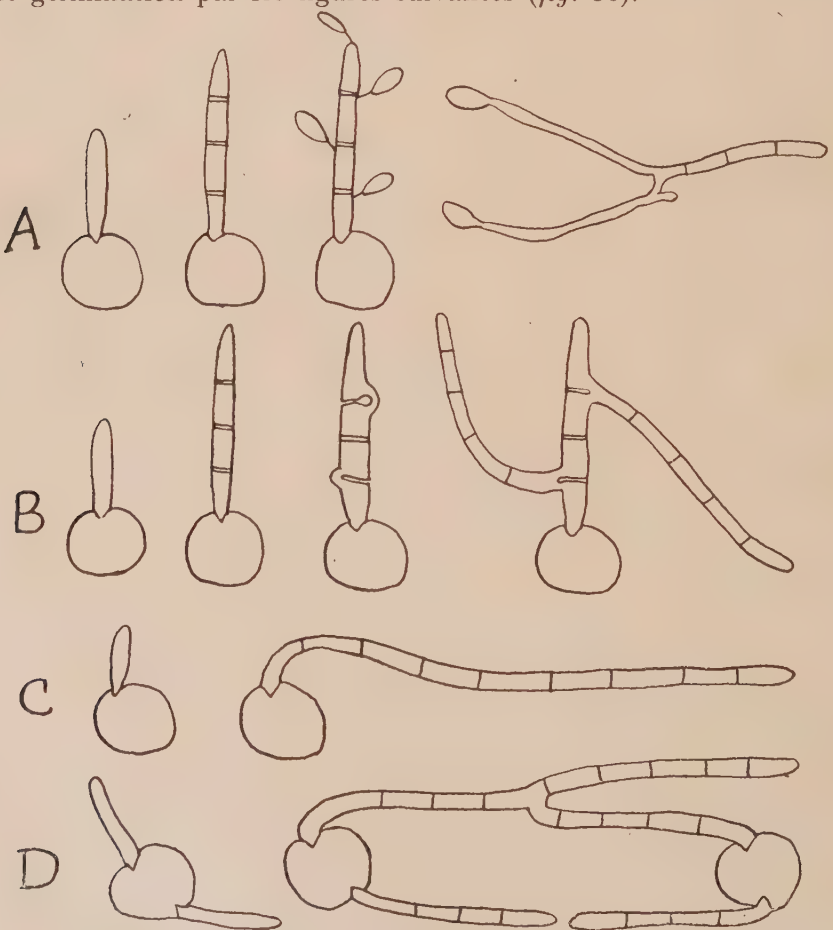


Fig. 30. — Représentation schématique de la germination des spores d'*Ustilago hordei*.

SARTORIS (1924) a montré que la température optimum pour la croissance de ce champignon est 30° C. environ. Mais d'après NOVOPOKROVSKY et SKASKIN (1925) les températures minimum, optimum et maximum pour la germination des spores sont indiquées comme suivantes : 5°, 20°-25° et 25°-30° C. Pour RUMP (1926), celles-ci sont considérées un peu différemment : 5°-6° (min.), 20° (opt.) et 35° C. (max.). Enfin HUTTIG (1931) a signalé, d'une manière précise, que 30 % des spores peuvent germer à 1° C., 99 % des spores à 10° C., et seulement 50 % des spores germent à 30° C., cependant qu'à 35° C., elles ont perdu complètement leur faculté germinative.

En vue d'obtenir des matériaux pour l'étude cytologique, nous avons étudié durant deux ans (1934-36) la germination des spores de cet *Ustilago*, à températures différentes. Les spores germent, à 5° C. environ (minimum), et donnent des promycéliums qui produisent très rarement des sporidies. A 15°-25° C. (optimum), les spores germent très rapidement et d'une manière typique ainsi que nous l'avons montré plus haut. A 34° C. (maximum), quelques spores peuvent aussi germer, mais on ne voit que des promycéliums très mal développés.

(II). — DÉVELOPPEMENT DU CHAMPIGNON ET SPORULATION EN CULTURE

En 1924, SARTORIS, étudiant le développement et la physiologie de certaines Ustilaginées, a obtenu des chlamydospores de ce champignon en culture. Mais celles-ci ont donné, au moment de la germination, simplement des mycéliums et non des sporidies proprement dites. Puis, RUMP (1926) a indiqué que la sporulation de cet *Ustilago* peut se produire facilement sur le milieu d'agar à biomalte. Sur le même milieu, SCHAFFNIT (1926) a obtenu également des chlamydospores de ce champignon qui présentent morphologiquement les mêmes caractères (couleur, forme, etc.) que celles formées dans la nature. Mais il n'a pas pu obtenir la germination de celles-ci.

Personnellement, nous avons suivi maintes fois, sur milieu de Sabouraud ou moût de bière gélosé, le développement et la

sporulation de cette espèce ; nous extrayons de nos notes l'exemple suivant :

Culture sur le milieu de Sabouraud.

Ensemencement dans un tube à essai, le 31 mars 1934.

Température : 25° C.

Après deux jours, les petites colonies rondes se forment. Elles sont généralement blanches, brillantes, saillantes et d'un aspect gélatineux. Au microscope, on ne voit que des sporidies allongées qui se multiplient rapidement par bourgeonnement.

Au fur et à mesure que la culture, à marge uniquement lisse, se développe sur toute la surface du milieu, la couleur change progressivement de blanche jusqu'à jaunâtre. En même temps sur la surface de la culture se produisent, au bout de huit jours, des plis bien remarquables qui se développent d'une manière caractéristique, du centre à leurs contours, d'une façon rayonnante. A ce moment, les mycéliums filamenteux, ramifiés, issus de la germination des sporidies, sont déjà bien développés.

Un mois après, la culture, se développant toujours superficiellement, prend une teinte ocre brunâtre, tandis que celle qui se cultive sur le moût de bière gélosé, présente généralement une couleur olive blanchâtre.

Au bout de deux mois, la culture acquiert un aspect net de vieillissement. Par contre elle montre constamment, à la surface, des plis distinctement rayonnants (Pl. xxv : 8). Ces caractères, se montrant très nets et visibles à l'œil nu, se trouvent très rarement en culture chez d'autres *Ustilago*. Ils nous offrent un intéressant caractère spécifique différentiel.

Trois mois après l'ensemencement, la culture devient brun noirâtre. Quand on l'examine au microscope, on voit nettement se former dans les mycéliums, par l'accumulation du protoplasme, des organes arrondis ou ovoïdes, isolés ou disposés en chaîne, à membrane double et relativement épaisse (Pl. xxv : 1). Ces derniers présentent des caractères appartenant aux chlamydospores.

Les jeunes spores, obtenues dans nos cultures, offrent des caractères presque analogues à celles formées dans la nature, mais leur couleur est beaucoup moins foncée (jaune ou ocre pâle).

D'autre part, une colonie géante, cultivée sur Sabouraud, montre aussi les mêmes caractères que ceux qui se produisent dans un tube à essai (Pl. xxv : 7).

Nous avons essayé également de faire germer des spores, formées en cultures artificielles, sur les milieux favorables (Sabouraud et moût de bière gélosé). Mais nous n'avons pas pu la réaliser.

On peut ajouter quelquefois des gouttes du moût de bière dilué sur la vieille culture desséchée (5 mois après l'ensemencement). Alors quelques jours après, en l'examinant au microscope, on trouve distinctement que les jeunes spores commencent à germer (Pl. xii : 15). Mais, ordinairement, le promycélium, septé en plusieurs cellules et irrégulièrement ramifié, ne donne pas des sporidies proprement dites. Ceci est conforme à l'avis de SARTORIS (1924). Une même spore peut émettre en même temps deux promycéliums qui s'orientent selon deux directions opposées.

D'autre part, sur le moût de bière liquide, ce champignon se cultive très rapidement à 15°-20° C., en formant, après cinq ou six jours, un voile assez épais. Celui-ci est composé, à la surface, par des sporidies en forme de levures qui sont nettement aérobies et forment une sorte de couche de poussière blanchâtre. A la face inférieure de ce voile se produisent en même temps des mycéliums filamenteux qui peuvent s'anastomoser les uns avec les autres et former quelquefois des grandes boucles d'anse (Pl. xxiv : 10 et Pl. xii : 8). Au bout de trois semaines la surface de la culture brunit, tandis que dans les mycéliums qui se localisent à l'intérieur du liquide nutritif, se forment des renflements arrondis ou oblongs qui présentent les caractères du commencement de la sporulation ainsi que nous allons le montrer plus loin par l'étude cytologique.

(III). CARACTÈRES CYTOLOGIQUES

PARAVICINI (1917) a étudié la cytologie de ce champignon. L'auteur constate que la première division du noyau a lieu, avant la naissance du promycélium, dans la chlamydo-spore en formant deux noyaux fils. L'un d'eux passe, un peu plus tard, dans le tube germinatif, tandis que l'autre reste encore à l'intérieur de la spore. Les sporidies sont toujours uninucléées. Des anastomoses

auxquelles l'auteur attache une signification sexuelle, se produisent entre deux sporidies et le noyau d'une de celles-ci s'introduit dans l'autre. Enfin, par division conjugée, les filaments mycéliens à cellules binucléées peuvent s'allonger indéfiniment.

D'après RUMP (1926) les anastomoses entre deux cellules du promycélium se produisent, en général, dans les conditions peu favorables. Par contre, les promycéliums donnent, sur des milieux nutritifs, des sporidies qui s'anastomosent deux à deux par une communication conjugée.

DICKINSON (1927), étudiant la physiologie et le côté génétique des Ustilaginées, a observé dans cet *Ustilago* la fusion des hyphes, le développement du filament après fusionnement et le mode de combinaison des noyaux. Théoriquement, les mycéliums s'anastomosent très abondamment. A l'aide de cette communication, le noyau ainsi que le protoplasme de l'une des cellules anastomosées passe dans l'autre pour former une cellule à deux noyaux. Ces deux noyaux à sexes différents sont indiqués, par cet auteur, sous la manière A et B. Ceux-ci se divisent en quatre et en même temps la cellule du mycélium se cloisonne en trois cellules. La cellule médiane contient deux noyaux (A B) de sexes différents, tandis que les deux autres, se plaçant à deux extrémités, possèdent chacune un seul noyau (A ou B). Le mode de combinaison des noyaux est montré schématiquement, par cet auteur, comme suivant : A, AB, B. Les cellules uninucléées de deux extrémités peuvent se conjuguer de nouveau l'une à l'autre selon les caractères sexuels.

Mademoiselle WANG (1934) a signalé récemment, dans cette espèce, que la première division nucléaire s'effectue, le plus souvent, à l'intérieur de la spore. Les promycéliums se divisent en trois articles et entre ceux-ci les anastomoses peuvent se former d'une manière imprécise. Elle a constaté, de plus, que les cellules du mycélium sont tantôt uninucléées, tantôt multinucléées.

A notre tour, nous avons repris l'étude cytologique de ce champignon. Nous avons utilisé des cultures faites soit sur milieu solide, soit sur solution nutritive.

Après fixation au liquide du Bouin ou mélange de Flemming faible, des colorations à l'hématoxyline ferrique mettent en évidence très distinctement les figures de l'évolution nucléaire. Dans les préparations obtenues on peut observer nettement, avant la

naissance du promycélium, dans la spore, la structure du noyau : une membrane nucléaire très mince, un nucléole placé généralement au milieu du nucléoplasme qui renferme toujours des granules très chromatiques et prend une coloration plus ou moins foncée (Pl. xv : 1). Ce noyau ne se divise pas, d'une manière normale, à l'intérieur de la spore, mais s'engage presque toujours dans le promycélium (Pl. XI : 2, 3, 4) dans lequel s'effectue la première division nucléaire (Pl. xi : 5, 6, 7). Mais à cause de la petitesse du noyau et la confusion des corpuscules métachromatiques, on ne peut pas observer, dans cette espèce, les détails de la mitose. A la fin de la division, les deux noyaux fils se forment et occupent chacun une extrémité du promycélium (Pl. xi : 8, 9). La deuxième division ne tarde pas à se produire pour former quatre petits noyaux et en même temps le promycélium se cloisonne en quatre cellules dont chacune reçoit un de ceux-ci (Pl. xi : 10, 11). Suivant les cas, les cellules du promycélium peuvent ou donner des sporidies renfermant un noyau, où s'anastomoser deux à deux par une communication latérale en forme de coude ou de grande boucle par laquelle le noyau de l'une des cellules passe dans l'autre pour former un dikaryon (Pl. xi : 12, 13, 14).

Il arrive rarement qu'une spore donne, en même temps, deux promycéliums qui possèdent chacun deux noyaux (Pl. xi : 19). Mais c'est bien là le seul cas qui nous informe que la première division nucléaire puisse avoir lieu, mais très rarement à l'intérieur de la spore.

Les cellules du promycélium anastomosées émettent généralement un filament mince dans lequel le dikaryon se transporte. Il arrive, quelquefois, qu'après la communication des protoplasmes des cellules anastomosées, les deux noyaux à sexes différents ne passent pas d'une cellule à l'autre, ne s'engagent pas, non plus, directement dans le mycélium mince. Par contre ils se divisent simultanément, sur place, en quatre noyaux (Pl. xi : 18) dont deux se transportent dans le filament latéral issu de la germination des cellules anastomosées et s'approchent l'un de l'autre en vue de former un dikaryon, tandis que les deux autres restent encore dans les cellules (Pl. xi : 15, 20). C'est un phénomène qui représente déjà des caractères essentiellement analogues à ceux d'une mitose conjuguée.

Les sporidies uninucléées peuvent se multiplier par bourgeonnement et s'anastomoser par une communication canaliculaire pour former des mycéliums à cellules également binucléées.

Les filaments mycéliens qui renferment deux noyaux à sexes différents, s'allongent successivement. En même temps, les deux noyaux du dikaryon, se plaçant le plus souvent l'un après l'autre selon le grand axe du mycélium, se divisent en général simultanément et présentent des caractères correspondants à ceux de la division conjugée (Pl. xi : 21,22):

Mais ici se produit un autre mode de combinaison des noyaux : aussitôt les quatre noyaux formés, la cellule se cloisonne en trois cellules, contrairement à ce qui se passe chez les champignons supérieurs où les deux noyaux se divisent, par mitose conjugée, pour former deux cellules binucléées (Pl. xii : I) : la cellule médiane renferme régulièrement deux noyaux à sexes probablement différents (AB de DICKINSON), tandis que les deux autres contiennent chacune un seul noyau A ou B (Pl. xii : 1). Ces phénomènes de combinaison des noyaux nous conduisent à confirmer, d'une manière précise, la conclusion de DICKINSON (1927). Les deux cellules uninucléées, voisines de l'article médian binucléé, peuvent s'anastomoser entre elles par une longue communication canaliculaire par laquelle le noyau d'une cellule passe dans l'autre pour former un nouveau dikaryon (Pl. xii : 17). Le phénomène se représentant deux fois de suite, nous pouvons voir, sur le même mycélium, se former deux grandes boucles canaliculaires dans lesquelles passent déjà les deux noyaux à sexes très probablement opposés (Pl. xii : 9, 10).

Il arrive souvent que les deux cellules uninucléées situées aux deux extrémités de l'article médian binucléé, peuvent émettre également un filament à un noyau qui s'anastomose, un peu plus tard, avec une autre cellule uninucléée, d'origine différente, et à sexe opposé (Pl. xii : 14).

D'autre part, nous avons observé des anses en forme de boucles qui présentent des caractères essentiellement analogues à ceux qu'offrent les champignons supérieurs : d'abord on voit se former, au niveau d'une cloison, une boucle d'anse ronde entre deux cellules voisines ; ensuite, par mitose conjugée, les noyaux se divisent en vue de former un filament à deux cellules binucléées

(Pl. xii : 13), ou les noyaux se groupent deux par deux en formant plusieurs dikaryons qui entrent directement dans les boucles d'anse sur lesquelles se produisent, à nouveau, des mycéliums à cellules également binucléées (Pl. xii : 8 ; et Pl. xxiv : 10).

De toute façon, les filaments mycéliens peuvent se développer indéfiniment par mitose conjuguée ou par combinaison des noyaux, en produisant des mycéliums toujours à cellules binucléées (Pl. xxiv : 5).

Dans nos cultures faites à 20° C. environ, sur le moût de bière liquide pendant trois ou quatre semaines, nous avons remarqué que les cellules du filament se raccourcissent et en même temps s'arrondissent de plus en plus pour former des organes ovoïdes dans lesquels se trouvent toujours deux noyaux (Pl. xii : 2, 3, 4, 5, 6, 7, et Pl. xxiv : 12). Ces phénomènes présentent essentiellement des caractères analogues à ceux de la sporulation. Dans ces organes les noyaux se fusionnent en un seul noyau pendant que la membrane de la jeune spore s'épaissit (Pl. xii : 11, 12, 16).

D'après nos recherches cytologiques, nous pouvons résumer dans ce champignon : 1° que le noyau diploïde ne se divise pas généralement à l'intérieur de la spore, mais, le plus souvent, dans le promycélium dans lequel il s'engage ; 2° que les anastomoses s'effectuant entre les cellules du promycélium ou entre les sporidies, sont accompagnées d'une fusion du cytoplasme et d'un passage du noyau ; 3° que les deux noyaux du premier dikaryon peuvent se diviser simultanément sur place, dans les cellules anastomosées en représentant des caractères d'une mitose conjuguée ; 4° que le mode de combinaison des noyaux à la façon dickinsonienne est confirmé ; 5° que nous avons été les premiers à observer les anses en forme de boucles dans lesquelles s'introduisent les dikaryons au moment où les mycéliums se développent ; 6° que la sporulation et la fusion des noyaux dans les jeunes chlamydospores se présentent selon le mode décrit par d'autres auteurs.

IV. *Ustilago Crameri* KORN.

(I) GERMINATION DES SPORES

La germination des spores de cette espèce a été décrite par WOLFF (1874), BREFELD (1883), et d'autres. En général les spores germent sur l'eau ou sur les milieux nutritifs en 20 heures, en donnant un promycélium septé en 3 ou 4 cellules. Entre ces dernières se produisent des anastomoses ; les sporidies n'étaient pas encore observées.

Nous avons fait également germer les spores de ce champignon sur des milieux différents. A 25° C. environ, elles germent facilement en 16 heures sur du moût de bière dilué ou du jus de carotte, et en 24 heures sur de l'eau stérilisée. Le promycélium se divise en général en quatre cellules ; entre les deux voisines s'établit constamment une anastomose en forme de coude ou de boucle (Pl. XIII : 1, 2, 16, 17). Sur ces anastomoses poussent directement les mycéliums minces et longs qui sont presque toujours le siège d'une migration de protoplasma vers leur sommet, laissant en même temps la partie initiale vide, morte et morphologiquement distinctement cloisonnée (Pl. XIII : 3, 4, 7, 13).

Sur de l'eau stérilisée, les spores germent moins facilement ; alors, le promycélium est plus mince et plus petit que ceux poussant sur des solutions nutritives (Pl. XIII : 5, 6, 7). Par la désarticulation du promycélium, on voit se former des articles courbés et reliés deux à deux par une anastomose (Pl. XIII : 8). Ainsi sur cette dernière se produit généralement un mycélium long et mince (Pl. XIII : 9, 10).

Quelquefois les spores germent, sur l'eau comme sur le milieu nutritif, en émettant plusieurs promycéliums qui se placent soit sur un côté de la spore, soit dans deux directions opposées (Pl. XIII : 11, 12). Enfin nous n'avons jamais non plus observé de sporidies proprement dites. Le mode de germination des spores de cette espèce présente presque toujours les mêmes caractères que ceux relatifs à *Ustilago nuda*.

(II) CARACTÈRES CYTOLOGIQUES

Après fixation au picroformol de Bouin ou au liquide Flemming faible, les colorations à l'hématoxyline ferrique font apparaître distinctement des figures de l'évolution nucléaire de ce champignon. Le noyau diploïde ne se divise pas, en général, dans la spore, mais se transporte d'abord à l'intérieur du promycélium dans lequel s'effectue la première mitose (Pl. XIII : 14). Par deux divisions nucléaires successives, il se forme quatre noyaux qui sont destinés aux 4 cellules du promycélium (Pl. XIII : 15, 16). D'une manière constante, les cellules du promycélium ne produisent jamais des sporidies proprement dites. Par contre, elles s'anastomosent régulièrement deux à deux par une communication canaliculaire latérale (Pl. XIII : 17). Par cette communication qui s'allonge, plus tard, en un filament long et mince, les protoplasmes des cellules anastomosées se fusionnent et en même temps les deux noyaux s'approchent l'un à l'autre pour constituer ainsi un dikaryon (Pl. XIII : 19, 18). Ce dernier s'introduit, le plus souvent, directement dans le filament latéral issu de la germination des cellules anastomosées, pour former des mycéliums binucléés (Pl. XIII : 20, 13).

En résumé, nous voyons que, dans ce champignon, les phénomènes d'anastomoses entre les cellules du promycélium sont essentiellement analogues à ceux d'*Ustilago nuda* qui ne produit pas non plus des sporidies proprement dites. Mais, dans cette dernière espèce, les noyaux du premier dikaryon se divisent presque toujours, sur place, dans les cellules anastomosées et s'introduisent, un peu plus tard, dans le filament latéral selon le mode de combinaison des noyaux dickinsonien, tandis que ceux de l'espèce précédente s'engagent, au contraire, directement dans le filament où s'effectue la division conjuguée pour constituer des mycéliums à cellules binucléées.

V. *Ustilago zeæ* (BECKM.) UNG.

La germination des spores de ce champignon a été décrite par

plusieurs auteurs : BREFELD (1895), NORTON (1896), MAIRE (1898), HAN (1929), SLEUMER (1932), etc... Les spores peuvent germer sur l'eau BREFELD.

En général, le promycélium se divise en quatre cellules par trois cloisons. Puis chaque cellule produit une sporidie. Sur le milieu nutritif les sporidies se multiplient très rapidement par bourgeonnement à la façon des levures (fig. 31 : 1, 2, 3).

Parfois, d'une façon anormale, les spores peuvent germer en émettant deux promycéliums qui s'orientent soit selon une direction unique, soit selon deux directions opposées (fig. 31 : 5, 8). Les sporidies se produisent également sur ceux-ci qui, par contre, ne se divisent jamais typiquement en quatre cellules.

Nous avons fait aussi des essais de la germination sur l'eau (eau ordinaire et eau stérilisée) soit dans un tube à essai, soit dans une cellule de Van Tieghem, mais nous n'avons pu réussir.

C'est encore beaucoup plus rarement que les spores germent en donnant des promycéliums minces et longs qui s'allongent directement en filaments comme chez d'autres *Ustilago* (fig. 31 : 7).

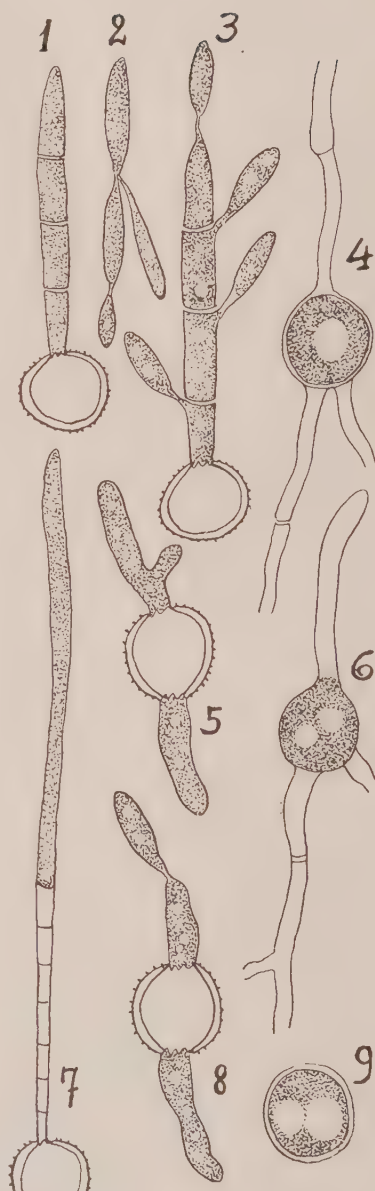


Fig. 31. *Ustilago zae* : Germiculture.

(II) DÉVELOPPEMENT ET SPORULATION DU CHAMPIGNON

Le développement de ce champignon a été suivi sans interruption pendant dix mois (du 28 février 1934, jusqu'à la fin de cette même année) sur des milieux solides de Czapek glucosé gélosé, de moût de bière gélosé et de Sabouraud. Au début, les sporidies bourgeonnent rapidement de la même manière que sur milieu nutritif liquide. Puis, au bout de deux ou trois jours, des petites colonies blanches, saillantes, gélatineuses, et brillantes se forment sur toute la surface du milieu. Par la réaction du bleu coton C4 B, on voit nettement des sporidies de différentes formes qui se multiplient d'une manière beaucoup plus favorable que sur milieu liquide.

En ce qui concerne les sporidies proprement dites ($4,8-28 \times 1,2-3\mu$), tantôt elles se multiplient directement par bourgeonnement, tantôt elles se cloisonnent d'abord en deux ou trois sections, puis chacune de celles-ci produit une ou plusieurs sporidies de forme ordinaire. Plus tard, elles germent isolément et donnent généralement des mycéliums minces, longs, et cloisonnés en plusieurs cellules.

C'est sur le milieu de moût de bière gélosé que les phénomènes cultureux se montrent les plus intéressants. Au début, l'aspect extérieur paraît semblable à celui qui se montre sur l'autre milieu. Mais au bout de quelques jours, on voit que les mycéliums venant des sporidies non seulement forment une couche épaisse sur la surface du milieu comme sur les milieux de Czapek et de Sabouraud, mais qu'ils peuvent pénétrer à l'intérieur du milieu d'une manière plus ou moins endogène. Trois semaines après l'ensemencement, la culture a notablement vieilli. Parmi des mycéliums âgés, se trouvent abondamment des organes arrondis ou ovoïdes, résultant d'une accumulation de protoplasme dense et se colorant beaucoup plus intensément, sous l'action de bleu coton, que les mycéliums ordinaires auxquels ils s'attachent. Ce phénomène nous semble établir que la formation des chlamydospores est déjà commencée. Après deux mois, la couleur de la culture devient fauve foncée ou brunâtre. Sur la partie inférieure du milieu à peine humide se trouve une couche de mycéliums presque morts. En examinant ces derniers organes, on voit que le phénomène de sporulation se présente bien visiblement. Souvent les jeunes

spores à parois double s'isolent complètement, quelquefois elles adhèrent au mycélium mort (*fig. XXXI : 4, 6, 9*). A ce moment la partie supérieure de la culture est tout à fait desséchée ; on observe seulement une teinte brune sur un côté du tube à essai. Mais il se trouve encore surtout au bord de la couche séchée du milieu, des petites taches blanchâtres, rondes, d'un diamètre de 1/2-1mm. environ, qui représentent les sièges de la formation des spores. C'est à cet endroit que nous trouvons encore, après trois mois de dessiccation, des jeunes spores en différents états, ainsi que nous l'avons d'ailleurs précédemment signalé (1935).

MAIRE (1898) a suivi le développement de cet *Ustilago* ; il a trouvé que les sporidies-levures s'accouplaient deux à deux et émettaient à l'une de leurs extrémités un filament qui s'allonge, se cloisonne, se ramifie et enfin prend part à la formation du « duvet » Pour les autres auteurs (BREFELD, NORTON, GUILLIERMOND, HANNA, etc.), les sporidies de ce champignon ne s'anastomoseraient jamais et germeraient toujours isolément. Quant à nous, nous n'avons pu trouver, dans nos cultures, aucune tendance à l'anastomose entre des cellules du promycélium et surtout entre deux sporidies. Par contre, les sporidies germent toujours isolément pour donner soit des jeunes sporidies par bourgeonnement, soit des filaments minces qui président, plus tard, à la formation des chlamydospores.

VI. *Ustilago nuda* (JENS.) ROSTRUP.

(II). GERMINATION DES SPORES

La germination des spores de ce champignon a été décrite par plusieurs auteurs : KELLERMAN et SWINGLE (1890), BREFELD (1895), HERZBERG (1895), MACALPINE (1910). PARAVICINI (1917), HUTTIG (1931), etc... En général les spores germent, sur l'eau ou sur les milieux nutritifs en donnant les promycéliums longs, ramifiés et septés. Les sporidies n'ont pas été encore observées.

Personnellement, après des essais de germination des spores de cet *Ustilago*, que nous avons faits pendant l'année 1935 sur différents milieux, nous confirmons que ce champignon n'a qu'un mode de germination : il s'applique aux spores germant très facilement sur des milieux nutritifs (moût de bière dilué, jus de carotte, etc...) en 5 ou 6 heures à 15°-25°C. D'abord la spore donne un promycé-

lium simple et unicellulaire qui ne tarde pas à se diviser en quatre cellules dont celle qui adhère au contenu de la spore toujours très courte (fig. 32 : 1, 2, 3, 4). Puis les anastomoses se produisent constamment entre deux cellules promycéliennes (fig. 32 : 4, 5, 6, 7).

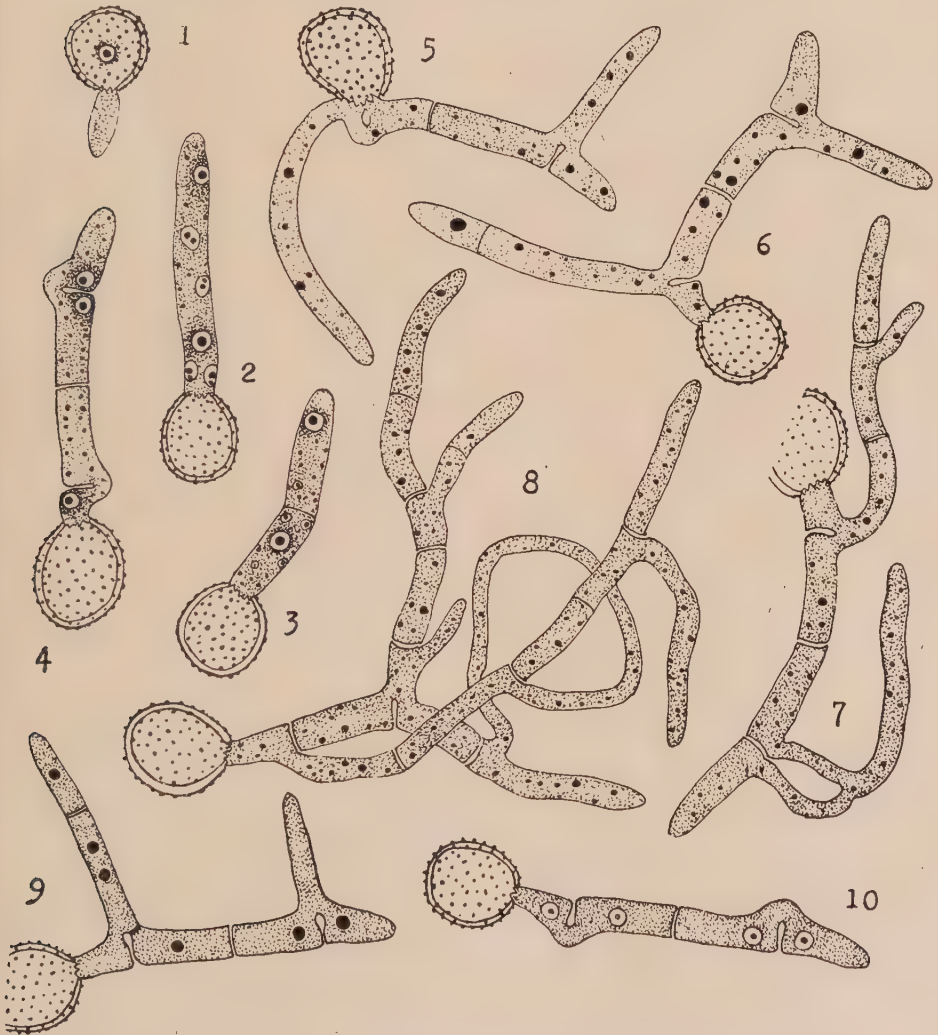


Fig. 32. *Ustilago nuda* : germination des spores (explication dans le texte).

Par conséquent un promycélium, septé en 4 cellules, porte régulièrement 2 anastomoses généralement en forme de coude (fig. 32 :4).

Pendant qu'une anastomose se produit entre 2 cellules médianes (2^e et 3^e), la première et la quatrième tantôt s'anastomosent par un long canal (Pl. xiv : 2), tantôt émettent des mycéliums minces et longs qui communiquent très facilement au moment où les uns sont attachés aux autres (fig. 32 : 8). En même temps, sur le dos de l'anastomose en forme de coude se produisent rapidement des filaments mycéliens minces qui s'allongent en se cloisonnant et en se ramifiant (fig. 32 : 5, 6, 7, 8). Enfin, après trois jours, on ne voit que de nombreux mycéliums très minces s'enroulant et s'intriquant comme une masse de cheveux.

Tous les caractères relatifs à la germination des spores de ce champignon sont conformes au mode que l'on peut résumer ici schématiquement par la figure suivante (fig. 33) :

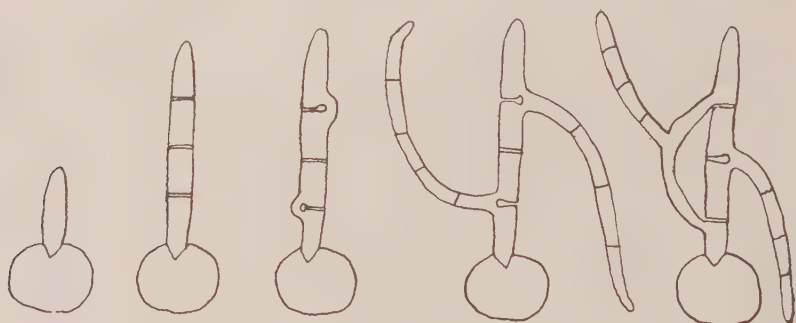


Fig. 33. Représentation schématique de la germination des spores d'*Ustilago nuda*.

D'après MACRÉ (1930), la température optimum pour la germination des spores de cet *Ustilago* est 20°-22° C. Cependant nous avons fait germer souvent, en vue de préparer des matériaux pour l'étude cytologique, des spores à 15°-20° ou à 25° C germant toujours à la manière ordinaire.

D'autre part, les spores peuvent germer aussi à 34°-35° C. Mais elles donnent souvent alors deux promycéliums qui s'orientent selon deux directions opposées (fig. 34 : 3, 4), et qui se montrent aussi généralement beaucoup plus épais que d'ordinaire (fig. 34 : 1, 6.). Il arrive très rarement que ceux-ci se cloisonnent à la manière habituelle en quatre cellules en formant deux anastomoses. Par contre ils se ramifient, le plus souvent, en plusieurs rameaux sans se cloisonner (fig. 34 : 4, 5, 7).

En résumé, nous pouvons admettre que la température optimum pour la germination des spores varie peu de 15° à 25° C., et que le maximum est de 34°-35° C.

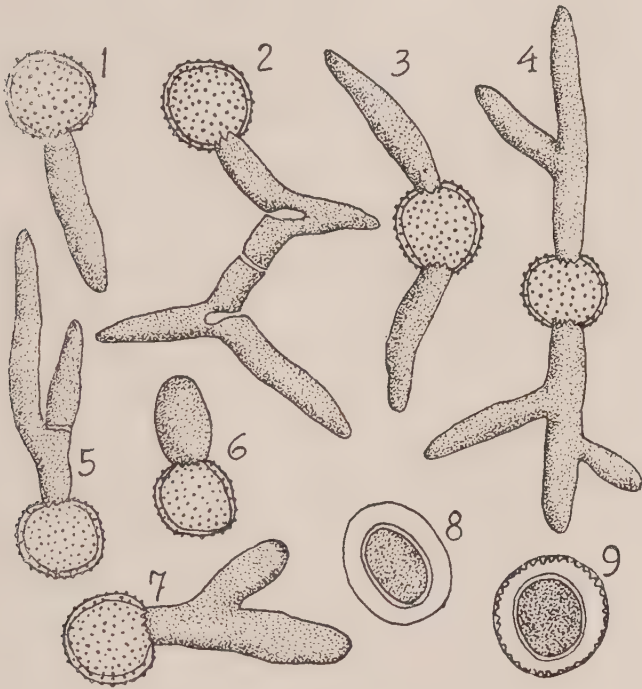


Fig. 34. *Ustilago nuda*: germination des spores à la température élevée et jeunes spores formées en culture.

(II) DÉVELOPPEMENT DU CHAMPIGNON ET SPORULATION EN CULTURE

Sur moût de bière gélifié ou sur gélose de SABOURAUD, ce champignon se cultive, dans un tube à essai, très rapidement. D'abord les colonies blanchâtres présentent un aspect très humide et à bords unis. Puis sur toute la surface de la culture se forment des plissements, mais jamais en longs plis rayonnants comme il en est chez *Ustilago hordei* qui attaque la même plante-hôte. Au microscope, on voit morphologiquement que les mycéliums se cloisonnent en plusieurs cellules dont chacune émet une ramification.

Sur moût de bière liquide, ce champignon se développe presque aussi vite que sur des milieux solides. Un voile jaunâtre se forme sur la solution nutritive au bout d'une semaine. A la face inférieure de celui-ci, se produit bientôt une couche de mycéliums à aspect de velours, qui, à cause de l'absence de sporidies proprement dites, apparaît très humide, mais jamais poussiéreuse et blanche comme chez *Ust. hordei*. Ce voile ou bien reste à la surface du liquide, ou bien tombe très facilement au fond du tube à essai. Il est entièrement composé des mycéliums cloisonnés et ramifiés.

Sur tranche de pomme de terre, à 25° C., ce champignon pousse moins vite. Mais la sporulation se produit abondamment : 3 ou 4 jours après, la culture prend une teinte ocre et les renflements commencent à se former dans les mycéliums (Pl. xiv : 11, 12) ; une semaine après, la culture devient ocre foncé et les jeunes chlamydospores à membrane double et lisse, isolées ou restant réunies au mycélium, se produisent ; au bout de deux mois, la tranche de pomme de terre se dessèche petit à petit et la culture prend une teinte brun-noir ; les jeunes spores sont tantôt à membrane lisse et très épaisse, tantôt à exospore déjà verruqueuse (fig. 34 : 8, 9). Celles-ci présentent des caractères (forme, dimension, ornementation) essentiellement analogues à ceux des spores formées dans la nature, seulement leur couleur n'est pas brune mais ocre.

(III). CARACTÈRES CYTOLOGIQUES

RAVITSCHER (1912) a étudié l'évolution nucléaire de cette espèce. L'auteur a observé que les cellules du promycélium peuvent s'anastomoser deux à deux, le noyau de l'une des deux cellules anastomosées passe dans l'autre et enfin se produit la formation des filaments mycéliens à cellules binucléées. Il a observé aussi divers stades de la formation de chlamydospores et de la fusion nucléaire.

D'après PARAVICINI (1917), le noyau diploïde s'engage dans le promycélium avant que la première mitose s'effectue. Une spore donne généralement un promycélium, parfois deux. Les cellules du promycélium, renfermant toujours un noyau, s'anas-

tomosent souvent deux à deux pour former des cellules à dikaryon. Cet auteur a observé aussi la formation de chlamydospores dans lesquelles les deux noyaux se fusionnent.

Récemment Mademoiselle WANG (1934) a étudié aussi cette espèce au point de vue cytologique. D'après ses dessins, elle semble avoir observé des anastomoses de cellules promycéliennes et la formation de mycéliums à cellules binucléées, mais elle n'a pas expliqué le sens de ces phénomènes.

Personnellement, nous avons pu suivre l'évolution nucléaire complète de ce champignon.

Sur les matériaux vivants, poussés dans nos culture, les noyaux ne sont pas visibles sans coloration. Avec le bleu de crésyl très dilué, dans le promycélium et même dans la spore, les nucléoles seuls prennent tout d'abord une teinte bleu d'azur pâle et ainsi ils se montrent entourés par une zone hyaline, plus réfringente que le cytoplasme, que nous considérons comme le nucléoplasme (*fig. 32 : 1, 2, 3, 4*). La membrane nucléaire ne se montre pas très distinctement. Peu après, les corpuscules métachromatiques, localisés dans les vacuoles, se colorent aussi en bleu (*fig. 32 : 2, 3*). Mais ces derniers prennent petit à petit une coloration rouge violet, tandis que les nucléoles restent toujours en bleu d'azur pâle.

En étudiant les matériaux fixés au liquide de FLEMMING faible ou au fixateur de MEVÈS, colorés par la fuchsine et différenciés dans le vert lumière, nous avons pu constater facilement que les noyaux se colorent en rouge vif alors que le cytoplasme prend toujours une teinte verte. En différenciant davantage dans le vert lumière, le cytoplasme se montre en vert et le nucléole en rouge, tandis que le nucléoplasme se colore en vert foncé très vif et se distingue nettement du cytoplasme. Le nucléoplasme montre des caractères absolument correspondants à ceux de la zone hyaline qui entoure le nucléole lors de la coloration au bleu crésyl des matériaux vivants.

Après fixation au picroformol de BOVIN ou au formol pur, les colorations à l'hématoxyline ferrique font apparaître très distinctement toutes les figures de l'évolution nucléaire. Le noyau diploïde ne se divise pas, en général, à l'intérieur de la spore, mais il s'engage d'abord dans le promycélium dans lequel la première division nucléaire s'effectue (*Pl. xiv : 8, 6, 10*). Surtout

après fixation au FLEMMING faible, les colorations à l'hématoxyline ferrique mettent en évidence très nettement des figures de métaphase de la première mitose avec un fuseau plus ou moins achromatique se terminant à ses deux extrémités par un petit centrosome et 2 chromosomes placés à l'équateur (*fig. 35 : 1, 2*). Les chromosomes bivalents se dirigent selon deux directions opposées aux deux pôles à l'anaphase (*fig. 35 : 3, 4*). Enfin deux noyaux fils se forment après la fin de la télophase (*fig. 35 : 5, 6*). Ceux-ci, se placent habituellement aux extrémités du promycélium, se divisent ensuite simultanément ou l'un après l'autre en présentant également deux chromosomes à la métaphase (*fig. 35 : 7*).

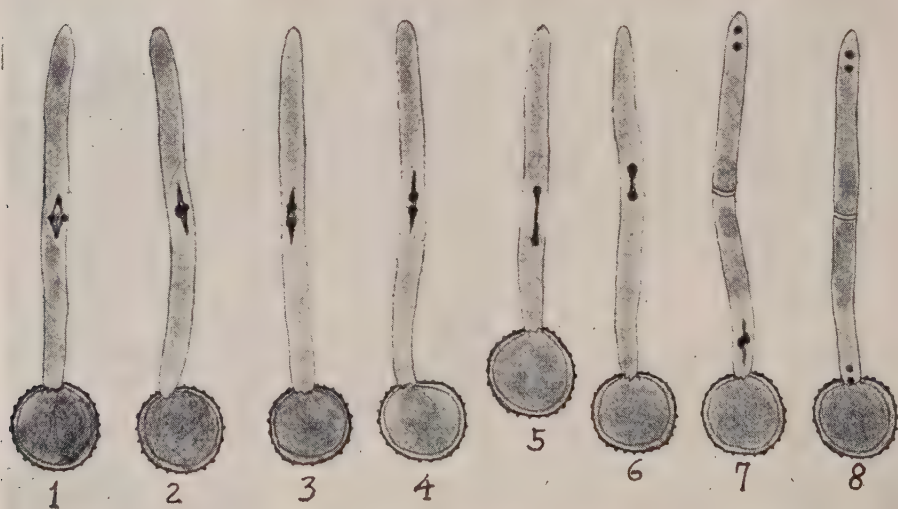


Fig. 35. *Ustilago nuda*: Fixation au mélange de Flemming faible et coloration à l'hématoxyline. 1 et 2, métaphase de la première mitose; 3 et 4, anaphase de la première mitose; 5 et 6, télophase de la première mitose; 7 et 8, formation de 4 noyaux dans le promycélium.

Après la deuxième mitose, quatre noyaux se forment dans un promycélium (*fig. 35 : 8*). En même temps celui-ci se cloisonne en quatre cellules dont chacune reçoit un noyau (Pl. xiv : 4). Ces quatre cellules uninucléées du promycélium s'anastomosent régulièrement deux à deux par une communication latérale en forme

de coude ; et à l'aide de celle-ci, le protoplasme de l'une des deux cellules anastomosées peut se mélanger avec celui de l'autre pour constituer une cellule à deux noyaux (*fig. 32 : 10*). Celle-ci, composée par deux cellules du promycélium anastomosées, est tout à fait analogue à celle qui se trouve dans un mycélium à cellules binucléées.

Au contraire de ce qui se passe dans les autres espèces, le premier dikaryon ne s'introduit pas directement dans le mycélium issu de la germination de deux cellules anastomosées. Mais les deux noyaux se divisent, sur place et l'un après l'autre, de la manière suivante : L'un des deux noyaux, par exemple A, se divise en deux noyaux-fils dont l'un se transporte dans le filament mycélien et l'autre reste encore à l'intérieur de la cellule (*fig. 36 : 3* et Pl. xiv : 3). Alors une cloison se forme immédiatement entre ceux-ci (A et A) (*fig. 36 : 4* et Pl. xiv : 7), tandis que l'autre noyau (par exemple B) des cellules anastomosées se divise également en deux (*fig. 36 : 4*) dont l'un s'introduit dans le mycélium et l'autre reste aussi momentanément à l'intérieur de la cellule (*fig. 36 : 5* ; et Pl. xiv : 1). Ainsi le noyau A qui reste dans la cellule, passe immédiatement dans la cellule du mycélium où se trouve le noyau B, pour constituer un dikaryon (A B) (*fig. 36 : 6* ; *fig. 32 : 9* ; et Pl. xiv : 2). Presque en même temps une autre cloison se forme entre la cellule du mycélium à dikaryon et les deux cellules anastomosées (*fig. 36 : 6*). Enfin les quatre noyaux à sexes différents se disposent suivant le mode que DICKINSON a décrit chez *Ust. hordei*, dans un mycélium à trois cellules (A, AB, B,) (*fig. 36 : 7* ; et Pl. xiv : 1).

D'une part, les cellules binucléées peuvent émettre de nouveau des mycéliums (Pl. xiv : 1) dans lesquels s'introduit le dikaryon (Pl. xiv : 9), pour constituer des filaments mycéliens à longues cellules également binucléées (Pl. xiv : 14). Par combinaison du noyau à la façon de DICKINSON (A, AB, B) la cellule, renfermant un dikaryon qui se divise en quatre noyaux, se cloisonne, à son tour en trois cellules dont la médiane contient toujours deux noyaux (A B), et les deux autres, placées aux deux extrémités du filament, prennent chacune un noyau (A ou B) (Pl. xiv : 14, 15, 16, 17). Quelquefois, par mitose conjuguée, la cellule médiane

qui possède un dikaryon, peut se diviser directement en deux cellules binucléées (Pl. XIV : 13, 13 bis).

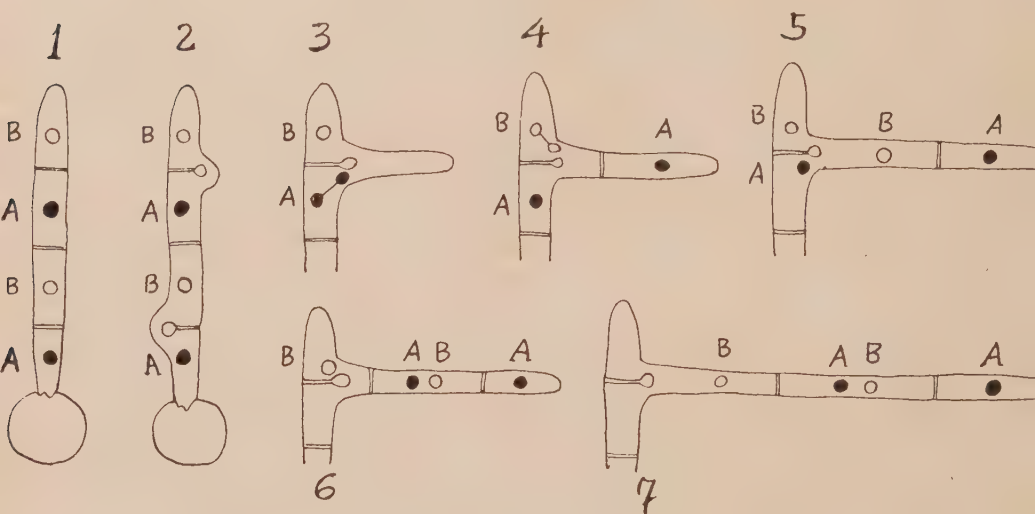


Fig. 36. Représentation schématique de la combinaison des noyaux chez *Ustilago nuda*.

D'autre part, les cellules du mycélium, uninucléées et placées généralement à deux extrémités du filament, peuvent donner à leur tour un mycélium qui s'anastomose très facilement au contact d'une autre cellule uninucléée et de sexe certainement différent (Pl. XIV : 18, 19). Grâce à ce genre d'anastomose entre des cellules à un noyau, les mycéliums à cellules binucléées sont également constituées.

Dans les cultures faites à 15°-20° C, pendant deux ou trois semaines, on voit se produire, dans le mycélium, des renflements allongés ou en forme de poire à deux noyaux : ce sont des débuts de chlamydospores (Pl. XIV : 11, 12). Sur tranche de pomme de terre la sporulation se produit spécialement vite : au bout d'une semaine, on observe nettement que de jeunes spores arrondies, à deux noyaux, se forment (Pl. XIV : 20, 21). Plus tard, ces deux noyaux se fusionnent lorsque la membrane de la spore s'épaissit (Pl. XIV : 22, 23).

D'après nos recherches cytologiques sur cette espèce, nous pouvons résumer ici schématiquement que : 1° le noyau diploïde

ne se divise pas à l'intérieur de la spore, mais dans le promycélium dans lequel il s'engage ; 2° la première mitose présente deux chromosomes à la métaphase et la deuxième division nucléaire a aussi deux chromosomes ; 3° les cellules du promycélium ne donnent jamais de sporidies proprement dites, mais s'anastomosent deux à deux pour constituer une cellule à dikaryon ; 4° les deux noyaux du premier dikaryon ne s'introduisent pas directement dans le mycélium latéral, mais se divisent, sur place et l'un après l'autre, en se transportant successivement dans le filament selon le mode observé chez *Ust. hordei* par DICKINSON ; 5° enfin la sporulation est obtenue et les noyaux se fusionnent dans la jeune chlamydospore.

VII. *Ustilago tritici* (Pers.) JENS.

La germination des spores a été décrite par BREFELD (1883 et 1895), KELLERMAN et SWINGLE (1890), HERBERG (1895), APPEL et GASSNER (1907), McALPINE (1910), SARTORIS (1924), SCHAFFNIT (1926), et d'autres.

Nous avons observé à notre tour que les spores germent très facilement en cinq ou six heures sur milieux liquides nutritifs, à 20°-25° C. Le promycélium se cloisonne habituellement en quatre cellules dont les deux voisines communiquent par une anastomose en forme de coude (*fig. 37 : 2, 3*). Ce dernier s'allonge latéralement en donnant un filament mycélien long et mince (*fig. 37 : 4, 5, 6*).

Une fois, nous avons vu, en culture sur jus de miel, le promycélium se diviser également en quatre cellules, mais celles-ci ne s'anastomosant pas deux à deux, émettant, au contraire, souvent quatre filaments mycéliens latéraux qui s'allongent, à leur tour, en se cloisonnant (*fig. 37 : 1*). Le protoplasme émigre toujours au sommet du filament en pleine croissance et laisse la partie initiale vide et cloisonnée (*fig. 37 : 6*).

D'après NOVOPOKROVSKY (1925), les températures minimum, optimum et maximum de la germination des spores de ce champignon seraient respectivement de 5°, 20-25° et 30° C. Puis HUTTIG (1931) a signalé par contre que les températures pour la germination des spores seraient analogues à ceux de l'*Ustilago avenæ*. C'est-à-dire que 2°/o des spores peuvent germer à 0° C., 98 °/o

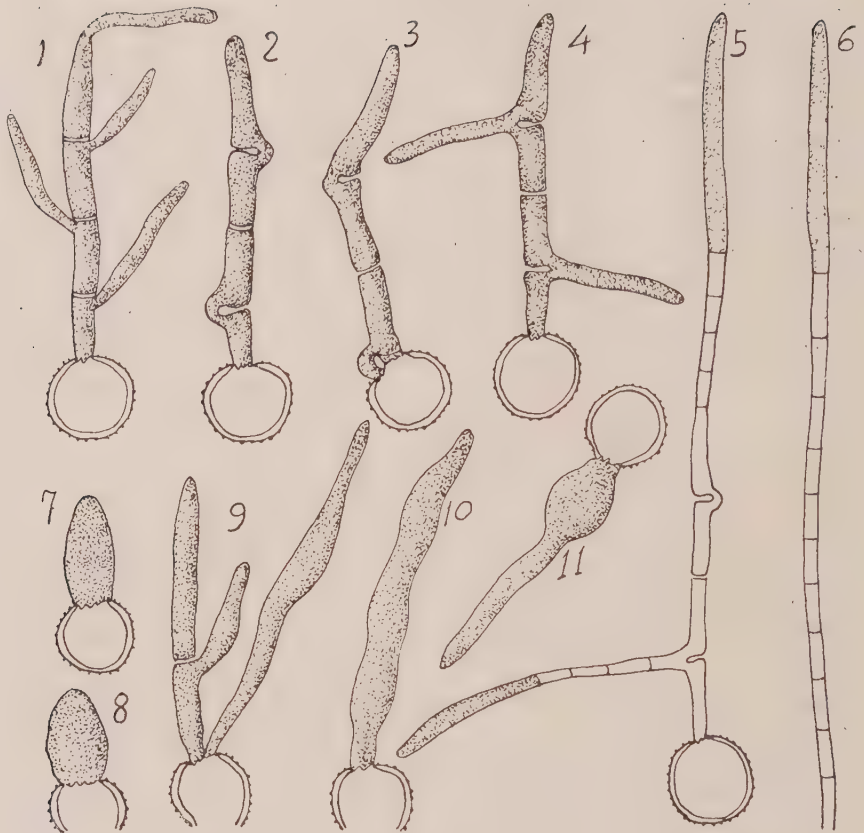


Fig. 37. *Ustilago tritici*: germination des spores (explication dans le texte).

des spores à la température optima 20° C., et à 30° C. 60 o/o des spores ont perdu leur faculté germinative, tandis qu'à 35° C. toutes les spores perdent leur activité de germination.

D'après nos observations, les spores germent tout à fait normalement à 15°-25° C (optimum), tandis qu'à 35° (maximum), la rapidité germinative est complètement normale : c'est-à-dire que 5 heures 1/2 après l'ensemencement, quelques spores ont commencé à germer. Un ou deux jours après, l'ensemble des spores germe. Mais on voit que les promycéliums présentent des caractères particuliers : le diamètre du promycélium montre à peu près la même dimension que celui de la spore (fig. 37 : 7, 8) ; les promycéliums se ramifient et s'allongent d'une manière irrégulière

(fig. 37 : 9, 10, 11) ; les anastomoses s'effectuant entre les cellules du promycélium, ne se produisent presque jamais dans ces conditions.

(II). CARACTÈRES CYTOLOGIQUES

PARAVICINI (1917), étudiant la cytologie de ce champignon, a remarqué la formation d'anastomose s'effectuant entre deux cellules du promycélium et les cellules binucléées qui y prennent naissance. D'autre part, cet auteur a observé, certainement par erreur, que les sporidies proprement dites peuvent se former dans cette espèce. De plus, celles-ci s'anastomosent deux à deux en vue de constituer une cellule à deux noyaux.

Par des essais de croisement entre les cellules du promycélium et les sporidies de certaines espèces d'Ustilaginées, KNIER (1926) a pu montrer que, dans ce champignon, deux cellules du promycélium sont d'un même sexe et les autres sont de sexe opposé. Les quatre noyaux du promycélium proviennent directement du noyau diploïde de la spore et la séparation des sexes est donc corrélative de la réduction chromatique.

Nous avons étudié également la cytologie de cette espèce. D'une manière générale, le noyau de la spore s'engage, au moment de la germination, dans le promycélium dans lequel s'effectue la première division nucléaire (Pl. xv : 1). On voit, à la métaphase de celle-ci, deux chromosomes placés à la plaque équatoriale avec un fuseau achromatique (Pl. xv : 2,3). Puis les deux chromosomes bivalents s'éloignent, selon deux directions opposées, vers deux pôles et se relient, à la fin de la télophase, par un fil achromatique bien visible (Pl. XV : 4, 5). Pendant que la première mitose prend fin, se forment deux noyaux-fils qui se dirigent habituellement vers deux extrémités du promycélium. Celui-ci se divise en même temps en deux cellules où s'effectue la deuxième mitose (Pl. xv : 6, 7, 8). Une fois les quatre noyaux formés, le promycélium se cloisonne immédiatement en quatre cellules dont chacune reçoit un noyau (Pl. xv : 9). Mais assez souvent le noyau, se plaçant dans la quatrième cellule du promycélium qui adhère au contenu de la spore, recule de nouveau à l'intérieur de la spore (Pl. xv : 10).

Les cellules du promycélium ne donnent jamais de sporidies

proprement dites, mais s'anastomosent très facilement deux à deux par une communication latérale en forme de coude ou de fer à cheval (Pl. XV : 11, 12). Ces anastomoses sont toujours accompagnées d'un passage de noyau, c'est-à-dire que le noyau de l'une des cellules anastomosées passe dans l'autre où se constitue une cellule à deux noyaux. Celle-ci devient le point de départ d'un mycélium à cellules binucléées (Pl. xv : 15, 16).

Les deux noyaux d'un dikaryon se divisent souvent simultanément en quatre noyaux qui sont destinés à deux cellules binucléées (Pl. xv : 17, 18, 20). D'autre part, les quatre noyaux ainsi formés lors de la division d'un dikaryon, peuvent se disposer aussi de la façon (A, AB, B,) que DICKINSON a décrite chez les *Ust. hordei* et *levis*, ainsi que nous avons remarqué dans plusieurs espèces (Pl. xv : 19).

Dans cette espèce, il arrive souvent que les cellules du mycélium peuvent émettre directement quatre filaments latéraux dans chacun desquels se trouve un noyau (Pl. xv : 13, 14). Ceux-ci s'allongent, se cloisonnent et fournissent des mycéliums ramifiés à cellules uninucléées qui s'anastomosent plus tard avec d'autres mycéliums de sexe opposé et donnent naissance à un mycélium à cellules binucléées aux dépens duquel se forment des chlamydospores dans lesquelles s'opère la fusion nucléaire. Mais nous n'avons jamais observé, dans nos cultures, que se produisent des sporidies qui s'anastomosent deux à deux en vue de constituer une cellule à dikaryon, ainsi que PARAVICINI (1917) l'a signalé.

VIII. *Ustilago avenæ* (PERS.) JENS.

(I). GERMINATION DES SPORES

La germination des spores de ce champignon a été observée pour la première fois, par PREVOST (1807). Puis TULASNE (1847), KUHN (1858), WOLF (1874) et FISCHER VON WALDHEIM (1890) l'ont suivie à nouveau de même que le développement du champignon. En 1883, BREFELD a étudié et illustré très complètement tous les stades de la germination. KELLERMAN et SWINGLE (1890), HERZBERG (1895), McALPINE (1910), ont décrit également des différents phénomènes au moment de la germination des spores. Plus tard,

DANGEARD (1893), PARAVICINI (1917) et KNIEP (1926), ont étudié spécialement la cytologie et la sexualité de ce champignon. Puis BARTHOLOMEW et JONES (1923) ont signalé successivement que les caractères germinatifs sont normaux à une température relativement peu élevée (minimum : 4°-5° C., optimum : 15°-28° C.). Une fois, à 29°-30° C., les sporidies ont apparu, mais très mal développées, et à 32° C. (maximum) quoique les spores puissent encore germer, les promycéliums sont tout à fait déformés et très courts. Enfin HÜRTIG (1931) a indiqué que 2°/o des spores peuvent germer à 0° C., 98 °/o des spores à la température optimum 20° C., et à 30° C. 60 °/o des spores ont perdu leur faculté germinative.

Nous avons fait aussi des essais de germination des spores sur différents milieux à 15°-25° C. Semées sur moût de bière naturel, les spores germent d'une manière normale en 12 heures, en donnant un promycélium septé généralement en trois cellules (parfois quatre) sur lesquelles se forment des sporidies proprement dites (*fig.* 38 : 1, 2). Ces dernières se multiplient sur ce milieu favorable à la façon des levures, par bourgeonnement (*fig.* 38 : 7.); elles peuvent s'anastomoser deux à deux par une communication canaliculaire, donnant ensuite un mycélium mince et long.

Sur moût de bière dilué ou eau de Czapek, les spores germent très rapidement en 6 ou 8 heures à 20°-25° C. : le promycélium se cloisonne généralement en quatre cellules (rarement trois) dont deux voisines s'anastomosent par une communication d'anse latérale en forme de coude (*fig.* 38 : 6, 9, 10, 11). On distingue nettement que le protoplasme de l'une d'elles se transporte dans l'autre qui est justement celle qui donne plus tard naissance à un mycélium long et mince (*fig.* 38 : 4). Les anastomoses peuvent aussi avoir lieu entre deux cellules du promycélium d'origine différente (*fig.* 38 : 8). Généralement les promycéliums ne produisent, sur ce milieu, que très peu de sporidies proprement dites, mais ils peuvent s'allonger directement en mycéliums filamenteux longs et minces qui vont infecter la plante-hôte ainsi que l'ont décrit KÜHN (1858) et McALPINE (1910).

Sur l'eau stérilisée les spores germent, à 17° C. environ, beaucoup moins rapidement (en 24 heures). Les sporidies ordinaires ne s'observent que rarement sur ce milieu. Une fois placées sur

jus de miel, les spores germent, à 23° C. environ, en 12 heures. Alors, au lieu de donner des sporidies, les promycéliums septés en quatre cellules produisent en général quatre mycéliums latéraux minces qui s'allongent successivement en laissant leur partie initiale vide et nettement cloisonnée (fig. 38 : 3).

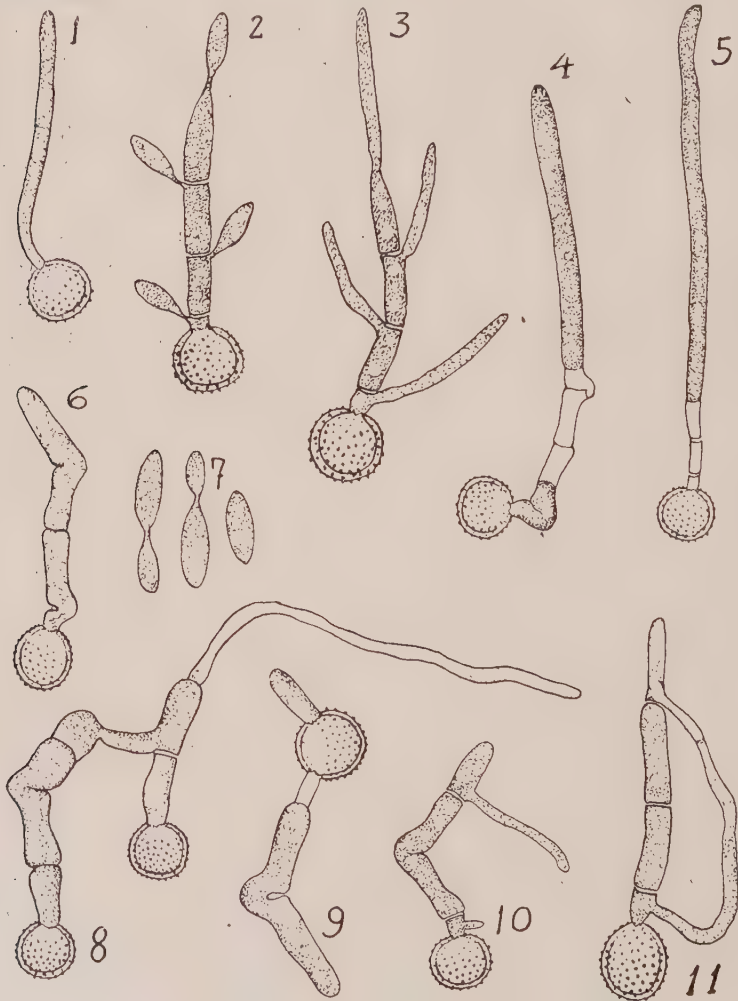


Fig. 38. *Ustilago avenae*; germination des spores (explication dans le texte).

Les anastomoses qui s'effectuent théoriquement entre les

sporidies et les cellules du promycélium, ne se développent pas dans ces conditions.

(II): CARACTÈRES CYTOLOGIQUES

En 1893, P. A. DANGEARD, réalisant la germination des spores, a étudié la cytologie de cette espèce et trouvé que la première division nucléaire s'opère ou bien à l'intérieur de la spore, ou bien dans le promycélium dans lequel le noyau s'engage.

LUTMAN (1910) a montré d'une manière précise que les anastomoses qui s'effectuent entre deux cellules du promycélium, sont accompagnées d'un passage de noyau en vue de constituer une cellule à dikaryon.

PARAVICINI (1917), de son côté, a observé, dans ce champignon que les anastomoses, accompagnées d'un passage de noyau, se forment entre les sporidies et les cellules du promycélium et donnent naissance à un mycélium à cellules binucléées.

HOLTON (1923, 1933) a signalé que les sporidies et les cellules du promycélium sont uninucléées. Les anastomoses peuvent avoir lieu seulement entre deux éléments de sexes opposés obtenus dans la culture monosporidiale. Il est vérifié, par cet auteur, que les cellules à phase diploïde sont capables d'infecter la plante-hôte et de produire la sporulation.

Mademoiselle WANG (1932) a étudié également la cytologie de ce champignon. Elle constate que la première mitose s'opère ou bien dans la spore, ou bien dans le promycélium. Elle a observé aussi, comme on peut le voir sur ses dessins, des anastomoses qui s'opèrent entre les cellules du promycélium, mais celles-ci ne présentent, pour cet auteur, aucune signification sexuelle.

Personnellement, nous avons étudié aussi l'évolution nucléaire de ce champignon qui nous a permis de retrouver successivement tous les stades depuis la division nucléaire jusqu'à la formation de mycélium à cellules binucléées aux dépens duquel se forme naturellement la sporulation.

Les spores, placées sur des solutions nutritives, germent très facilement et donnent au bout de 9 à 10 heures un promycélium dépourvu de cloison. C'est à ce moment que s'opère la première division nucléaire. Nos observations nous ont amené à constater

que, contrairement à l'opinion des auteurs, celle-ci s'effectue toujours non à l'intérieur de la spore, mais dans le promycélium dans lequel le noyau s'engage. Nous observons que, après fixation par la méthode de FLEMMING faible et coloration à l'hématoxyline, le début de la métaphase de la première mitose présente distinctement ou bien un fuseau achromatique se terminant à ses deux extrémités par un petit centrosome et deux chromosomes placés à l'équateur (Pl. xvi : 2), ou bien des fibrilles chromatiques très nettes qui relient les chromosomes aux deux pôles (Pl. xvi : 1). A un stade plus avancé (anaphase) on ne voit que deux gros chromosomes bivalents se dirigeant, selon deux directions opposées, vers les deux pôles (Pl. xvi : 3, 4). Ainsi qu'à la fin de la télophase, un fil chromatique très net relie les deux groupes de chromosomes éloignés (Pl. xvi : 6, 7).

Après la première mitose se forment ainsi deux noyaux qui s'éloignent l'un de l'autre et occupent chacun une extrémité du promycélium ou s'opère la deuxième mitose (Pl. xvi : 7, 8). En même temps le promycélium se divise en deux cellules (Pl. xvi : 8). Pendant que la deuxième mitose prend fin, se forment ainsi quatre noyaux dont l'un, se plaçant à la base du promycélium, retourne souvent dans la chlamydospore et les trois autres noyaux restent toujours dans le promycélium qui se divise habituellement en trois cellules renfermant chacune un noyau (Pl. xvi : 9). C'est à ce moment que les anastomoses s'opèrent entre les cellules du promycélium (Pl. xvi : 10, 11). Grâce à celles-ci, tantôt le noyau de l'une des cellules anastomosées s'engage dans l'autre où se constitue une cellule à deux noyaux (Pl. xvi : 14, 15), tantôt les deux noyaux des cellules anastomosées s'introduisent en même temps dans un mycélium latéral où s'effectue un dikaryon (Pl. xvi : 12). Il arrive quelquefois que les deux noyaux des cellules anastomosées après plasmogamie, peuvent se diviser sur place soit simultanément, soit l'un après l'autre, suivant la manière que nous avons décrite chez *Ust. hordei*, en vue de produire également un filament à cellules binucléées (Pl. xvi : 13).

Pour les promycéliums qui se divisent en trois cellules, l'anastomose se forme souvent entre la première et la deuxième de celles-ci ; tandis que la troisième cellule s'anastomose, à son tour, avec

le contenu de la spore dans lequel se trouve encore un noyau (Pl. xvi : 16, 17).

Les anastomoses peuvent aussi avoir lieu entre les mycéliums issus de deux cellules du promycélium d'origine différente (Pl. xvi : 18). Il n'est pas douteux que ce phénomène correspond complètement à ce qui se produit entre deux cellules voisines du promycélium. Par contre, nous n'avons jamais observé que les cellules binucléées s'anastomosent encore avec les autres du même genre en vue de former un mycélium à cellules à trois ou quatre noyaux ainsi que Mademoiselle WANG (1934) l'a décrit.

De toute façon, dans ce champignon comme chez les autres *Ustilago*, les cellules binucléées prennent naissance dans une anastomose qui s'effectue entre deux cellules du promycélium et qui sont capables d'infecter une plante (Pl. xvi : 22, 23).

Les deux noyaux d'un dikaryon qui se placent, dans la cellule, soit longitudinalement l'un après l'autre, soit horizontalement l'un touchant l'autre, peuvent se diviser en quatre noyaux qui s'arrangent souvent selon le mode (A, AB, B,) que DICKINSON a établi chez les *Ust. hordei* et *levis* (Pl. xvi : 24).

D'autre part, les cellules du promycélium peuvent émettre aussi des sporidies proprement dites qui reçoivent chacune un noyau (Pl. xvi : 19, 20). Celles-ci se multiplient, par bourgeonnement, à la façon des levures et donnent successivement des sporidies-filles qui renferment aussi chacune un noyau (Pl. xvi : 21). Mais on n'a pas pu trouver les anastomoses qui s'opèrent entre celles-ci.

Mademoiselle WANG (1934) a observé que, dans ce champignon, les cellules du mycélium renferment parfois trois ou quatre noyaux. Ce phénomène lui donne l'impression que les cellules du mycélium, issues de l'anastomose, ne sont pas binucléées et que, par conséquent, la copulation qui se produit entre les cellules du promycélium ne présente, pour elle, aucune signification sexuelle. Personnellement, nous l'interprétons comme un stade du phénomène sexuel. C'est aussi un fait fréquent qui se produit non seulement dans cette espèce, mais également dans les *Ust. hordei* (Pl. : xii 1, 14, 17), *nuda* (Pl. xiv : 14, 15, 16, 17), *Sph. Lioui* (Pl. xviii : 15), etc... Nous voyons que les deux noyaux de la cellule binucléée se divisent soit simultanément en quatre noyaux qui sont destinés à deux cellules binucléées, soit l'un après l'autre. C'est dans ce dernier cas qu'on

voit qu'une cellule du mycélium renferme provisoirement trois ou quatre noyaux. On peut expliquer, d'une manière générale, ce phénomène par des figures schématiques (fig. 39) : un noyau (A) de la cellule binucléée se divise d'abord en deux, alors on voit qu'il y a provisoirement trois noyaux (A A B) dans une cellule (fig. 39 : 1, 2, 3) ; l'autre noyau (B) se divise, à son tour, aussi en deux ; ici, par conséquent, il y a momentanément quatre noyaux (A A B B) dans la même cellule (fig. 39 : 4, 5) ; enfin les quatre noyaux s'arrangent immédiatement, à la façon (A, AB, B,) que DICKINSON a décrite chez les *Ust. hordei* et *levis*, dans un mycélium à trois cellules (fig. 39 : 6).

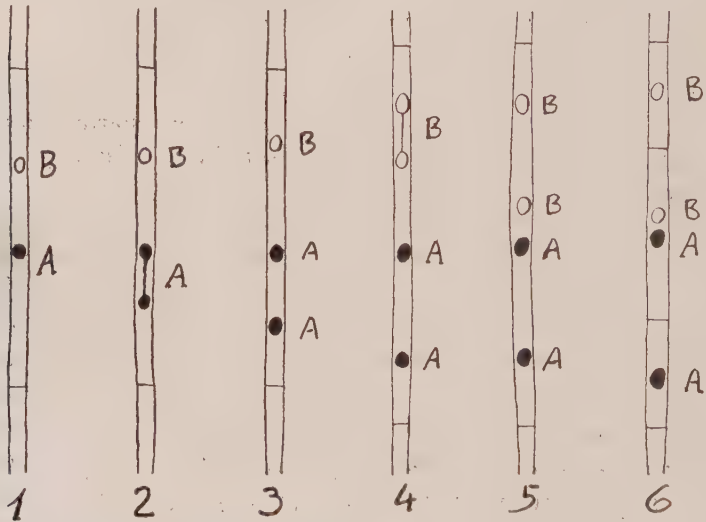


Fig. 39. Représentation schématique de la combinaison des noyaux chez les Ustilaginées.

En résumé, nous voyons que le phénomène relatif à la formation simultanée de trois ou quatre noyaux dans une cellule, n'est pas un fait qui nous permet de nier une signification sexuelle aux anastomoses qui se produisent entre les cellules du promycélium. Mais, tout au contraire, c'est actuellement un stade provisoire du phénomène sexuel ainsi que nous avons remarqué dans plusieurs espèces.

IX. *Ustilago esculenta* P. HENN.

(I). GERMINATION DES SPORES

La germination des spores de ce champignon a été décrite par HORI (1907). Cet auteur a conclu que la germination des spores dans l'eau distillée et dans les solutions nutritives, est tout à fait analogue à celles de l'*Ustilago longissima* et de l'*U. grandis*; c'est-à-dire que, d'après HORI, les spores germent en donnant un promycélium (première conidie de HORI) qui bientôt se détache du stérigmate. Ensuite, le deuxième promycélium (deuxième conidie de HORI) se produit au sommet du même stérigmate ou du même pore germinatif. Les conidies, selon lui, libérées se septent en deux ou quatre sections et émettent des sporidies habituelles.

Nous avons fait aussi des essais de germination des spores en divers milieux (eau ordinaire, eau stérilisée, eau distillée; solutions nutritives) à des températures différentes allant de 15° C. jusqu'à 28° C. environ. Généralement, les spores, placées sur l'eau, manifestent une activité de germination beaucoup moins favorable. Quand on sème les spores sur des solutions nutritives telles que jus de carotte, jus de pomme de terre, eau de Sabouraud (milieu aqueux correspondant au milieu d'épreuve de Sabouraud), moût de bière dilué, milieu aqueux de Czapek, etc., elles germent très favorablement, mais différemment ainsi que nous allons voir :

1° *Dans les solutions nutritives.* — Vingt-quatre heures après l'ensemencement, les spores commencent à germer en déchirant l'exospore selon une fente (Pl. xvii : 1), et en donnant un promycélium primaire, court, que l'on peut considérer comme un promycélium basidifère (Pl. xvii : 2). Au bout de 40 heures, au sommet du promycélium basidifère se produit un promycélium que l'on peut considérer comme un promycélium conidifère, fixé sur le premier par un pédicule mince que l'on peut assimiler à un stérigmate (Pl. xvii : 3); ensuite un deuxième promycélium conidifère se forme au sommet du même promycélium basidifère, mais sur un autre stérigmate mince, pareil au précédent, (Pl. xvii : 4) et de même successivement pour le troisième et le quatrième (Pl. xvii : 5, 6, 7). On voit ainsi finalement quatre promycéliums conidifères, fixés chacun sur un stérigmate mince, couronner le

sommet du promycélium basidifère. Le développement de ces divers éléments se poursuit d'ailleurs parallèlement, malgré les retards successifs qui séparent leurs moments d'apparition. Ainsi, pendant que le quatrième promycélium conidifère se forme, le premier est déjà septé en quatre cellules alors que les deuxième et troisième se cloisonnent seulement en deux ou trois cellules. En même temps, des sporidies ordinaires se produisent successivement (soit latéralement au niveau des cloisons du promycélium conidifère, soit terminalement au sommet de la cellule promycélienne terminale) sur les divers promycéliums conidifères (Pl. xvii : 6, 7). Les promycéliums conidifères peuvent se détacher immédiatement, sans s'être cloisonnés, de la spore qui les a produits. Ils croissent très favorablement à la surface du milieu et se cloisonnent bientôt en quatre ou plusieurs cellules (quelquefois jusqu'à une vingtaine); au niveau des cloisons se produisent tantôt des sporidies de forme normale en nombre variable, tantôt des rameaux latéraux. Ces rameaux se cloisonnent, à leur tour, simultanément sur place et produisent des sporidies allongées comme cela se constate sur les promycéliums conidifères. Mais lorsque les promycéliums conidifères fournissent plusieurs rameaux, on ne reconnaît plus, après un certain temps, le promycélium conidifère initial (Pl. xvii : 9). Quelquefois on ne trouve, au niveau des cloisons du promycélium conidifère, ni les sporidies allongées, ni les rameaux latéraux, mais on voit se produire un groupe de promycéliums conidifères secondaires (généralement quatre), épais, allongés qui se cloisonnent ordinairement en deux à quatre cellules (Pl. xvii : 8). Ces organes sont tout à fait analogues à ceux qui se produisent au sommet du promycélium basidifère. Ils ont naturellement la possibilité de produire à nouveau des sporidies de forme normale lorsqu'ils sont libérés. Enfin les sporidies se multiplient, à leur tour, à la façon des levures par bourgeonnement (Pl. xvii : 11, 12).

Les promycéliums conidifères sont d'une longueur variable et d'un diamètre généralement de 3 à 4 (-6) μ . Les promycéliums conidifères secondaires ont en général une dimension de $41 \times 3,5 \mu$. Les sporidies sont toujours allongées (beaucoup plus rarement ovoïdes) et mesurent de $4-23 \times 1,5-2,4 \mu$.

En outre les spores peuvent aussi germer d'une manière anormale, c'est-à-dire qu'une spore germe dans deux directions oppo-

sées en donnant des promycéliums basidifères et des promycéliums conidifères, et en produisant ultérieurement des sporidies ordinaires. (Pl. xvii : 10).

2° *Sur l'eau.* — A la même température, les spores germent d'une manière beaucoup moins favorable que sur des solutions nutritives. D'abord les spores germent en émettant un promycélium basidifère mince sur lequel se produit ordinairement un seul promycélium conidifère qui se détache bientôt de la spore. Mais on voit, tout de même, des promycéliums conidifères croître, se cloisonner, donner des sporidies, tout en restant attachés à la spore qui les a produits (Pl. xvii : 13). Il est très rare qu'on note deux promycéliums conidifères fixés tous deux au sommet du même promycélium basidifère, et on n'en a pas encore observé trois ou quatre comme cela se produit sur des solutions nutritives. Les promycéliums conidifères libérés se cloisonnent généralement, sur la surface de l'eau, en deux à quatre cellules, rarement en plus grand nombre, et certains donnent, à leurs extrémités, des sporidies allongées ; chez les autres, le protoplasme disparaît bientôt par carence nutritive, les cellules offrent finalement un vieil aspect, caractérisé par la seule présence des granulations apparaissant sous l'action du bleu coton lactique.

3° *Résumé.* — Les phénomènes que nous avons observés nous conduisent à affirmer que la germination des spores d'*U. esculenta* n'est pas semblable à celle des spores de l'*U. longissima* ; elle offre, au contraire, un mode de germination très particulier mis ainsi en évidence pour la première fois par nous (1934). Résumons à nouveau ce processus germinatif : une spore germe en donnant d'abord un promycélium basidifère sur lequel on trouve, suivant le milieu, tantôt un promycélium conidifère qui se détache bientôt du stérigmate (sur l'eau), tantôt trois ou quatre promycéliums conidifères qui restent attachés ensemble au sommet du promycélium basidifère (sur des solutions nutritives) ; tous ces derniers produisent, à leur tour, soit des sporidies allongées, soit des promycéliums conidifères secondaires qui ont la propriété d'émettre des sporidies de forme normale. Enfin, les sporidies se multiplient, d'une manière générale, à la façon des levures par bourgeonnement.

On peut résumer ici schématiquement le mode de germination des spores de cette espèce par la figure suivante (fig. 40).

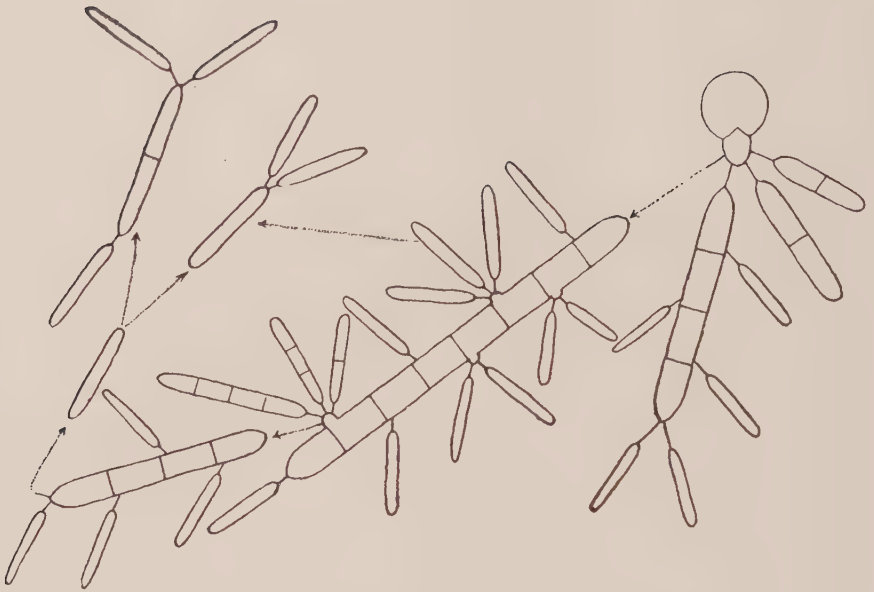


Fig. 40. Représentation schématique de la germination des spores d'*U. esculenta*

(II). DÉVELOPPEMENT DU CHAMPIGNON EN CULTURE

Nous avons suivi avec soin le développement de ce champignon en cultures solides. Généralement, il se cultive aussi facilement que sur solutions nutritives. Mais, en général, la culture offre, selon le milieu, des phénomènes différents, ainsi que nous allons l'établir par un exemple :

Culture sur milieu de Czapek glucosé gélosé.

Ensemencement le 5 mars 1934. Température : 25° C. environ.

8 mars (au bout de trois jours) : Se produisent des petites tâches blanches, d'un aspect laiteux, un peu saillantes et à peine d'un centimètre de diamètre.

10 mars (après 5 jours) : Les petites colonies sont arrondies, saillantes, blanches, d'un aspect laiteux et brillant, grandissant jusqu'à deux centimètres environ de diamètre.

12 et 15 mars (après sept à dix jours) : Les colonies blanches ont toujours le même aspect et grandissent continuellement. Elles

s'agrègent selon les traces faites par les ensemencements, en longues lignes blanches, saillantes et brillantes.

19 mars (après deux semaines) : Les lignes laiteuses croissent continuellement et se réunissent en un voile assez épais qui couvre toute la surface au milieu et possède une teinte blanchâtre.

26 mars à 4 avril (après vingt-et-un jours à trente jours) : La culture paraît vieille. Sa teinte devient de plus en plus jaunâtre et a un aspect de plus en plus sec. Sur la surface du voile se trouvent abondamment des granulations saillantes : (Pl. xxv : 3).

6 juin (après trois mois environ) : La culture est presque achevée par le dessèchement du milieu. Elle est crème jaunâtre, à surface granuleuse ou quelquefois d'un aspect un peu méruloïde.

En tout cas, sur ce milieu (Czapek glucosé gélosé) la culture de ce champignon ne donne pas généralement une impression de vigueur. Un voile assez épais composé des sporidies allongées, se produit seulement sur la surface du milieu : il ne pénètre point dans l'intérieur du milieu. D'ailleurs, on ne trouve pas souvent de filaments mycéliens. Au début de l'ensemencement, les sporidies allongées bourgeonnent très rapidement à la façon des levures. Dans les sporidies en voie de croissance, se trouve du protoplasme très dense, homogène ou parsemé de petite vacuoles. Puis les grosses vacuoles se forment, dans le cytoplasme, par des réunions de petites vacuoles. Dans les sporidies plus âgées, les cloisons se produisent par le vieillissement et enfin il ne reste que des grosses granulations de graisse.

A partir de l'ensemencement jusqu'à la disparition de la culture on ne trouve, sur ce milieu, aucune tendance à la formation des spores. Il n'y a pas beaucoup, d'ailleurs, de filaments mycéliens développés analogues à ceux qui poussent sur le milieu de moût de bière gélosé.

(III). SPORULATION EN CULTURE

Ensemencé sur un milieu favorable tel que le moût de bière gélosé, ce champignon pousse rapidement, surtout quand on sème sur le milieu tout récent des sporidies toutes jeunes. En général, l'aspect (teinte et forme) de la culture ne diffère pas, surtout au début de l'ensemencement, de celui sur milieu Czapek

glucosé gélosé. Mais au bout de deux semaines, se produit un phénomène différent et intéressant : on distingue à l'intérieur du milieu gélosé des arborescences qui s'enfoncent de plus en plus en rayonnant. Ce sont des filaments mycéliens qui se ramifient abondamment. Et à partir de trois semaines à un mois après l'ensemencement, on voit aux bords de la culture des taches blanches et presque desséchées. En examinant au microscope ces dernières, on remarque nettement qu'il y a, parmi les mycéliums vieux, des filaments en train de se transformer, par l'accumulation de cytoplasme, en « perles » disposées en chaîne (fig. 41 : 3, 4). Ce phénomène s'apparente à un commencement de sporulation.



Fig. 41. *Ustilago esculenta* : Sporulation en culture (explication dans le texte).

Au bout de deux mois, même jusqu'à trois ou quatre mois

après l'ensemencement, le milieu moût de bière gélosé est presque complètement desséché. Mais sur les bords et la partie supérieure de la culture se produisent abondamment des taches blanches, d'une forme irrégulière. Quand on examine ces dernières en place, à faible grossissement (obj. 3 + ocul. 3 ou obj. 4 + ocul. 20), on voit nettement se former de jeunes chlamydo-spores arrondies, jaune pâle et se disposant en chaîne longue (fig. 41 : 1, 2). Si on examine à un fort grossissement, on distingue facilement que des jeunes chlamydo-spores, à membrane double, d'une forme sphérique, sont tantôt reliées en longues chaînes, tantôt en train de s'isoler l'une de l'autre (fig. 41 : 5 et Pl. xxv : 2).

Sur ce milieu, quoi qu'il apparaisse de jeunes spores complètement isolées, nous n'avons pu préciser l'ornementation de la membrane. Elles sont toujours d'une couleur jaune pâle, de forme sphérique ou subsphérique et mesurent $7,2\ \mu$ environ de diamètre.

X. *Ustilago violacea* (PERS.) FCKL.

TULASNE (1847) a signalé, pour la première fois, la germination des spores de cette espèce. Il a observé que le promycélium peut atteindre une longueur de deux fois supérieure au diamètre de la spore et qu'il se divise généralement en deux ou trois sections. Pour DE BARY (1853) la germination présente les mêmes caractères qu'*Ustilago carbo*. Puis FISHER VON WALDHEIM (1872) donne tous les détails de la germination des spores et du développement de ce champignon. BREFELD (1883) a observé des sporidies qui se multiplient à la façon des levures par bourgeonnement et des anastomoses entre les sporidies et les cellules du promycélium. DANGEARD (1893) et HARPER (1900) ont étudié la cytologie de cet *Ustilago*. KNIEP (1919 et 1926) a mis en évidence tous les caractères sexuels et génétiques de ce champignon.

Nos essais de cultures présentent des caractères presque analogues à ceux décrits par les divers auteurs. Mais nous croyons cependant utile d'indiquer ici brièvement nos observations personnelles.

(I). GERMINATION DES SPORES

Les spores germent facilement, sur moût de bière dilué en huit heures à 17°-25° C. Le promycélium, se détache facilement de bonne heure de la spore germente, se divise le plus souvent en deux à quatre cellules sur lesquelles se forment des sporidies proprement dites (fig. 42 : 1, 2, 3, 4, 7, 8, 10). Une fois mises en liberté, ces dernières s'anastomosent généralement deux à deux par une communication canaliculaire mince (fig. 42 : 12, 13, 14, 15). Les cellules du promycélium peuvent aussi s'anastomoser, paire à paire, par une communication d'anse en forme de coude (fig. 42 : 3, 9, 11). On voit également que des anastomoses peuvent s'effectuer entre une sporidie et une cellule promycélienne ou entre deux cellules du promycélium d'origine différente (fig. 42 : 6, 9).

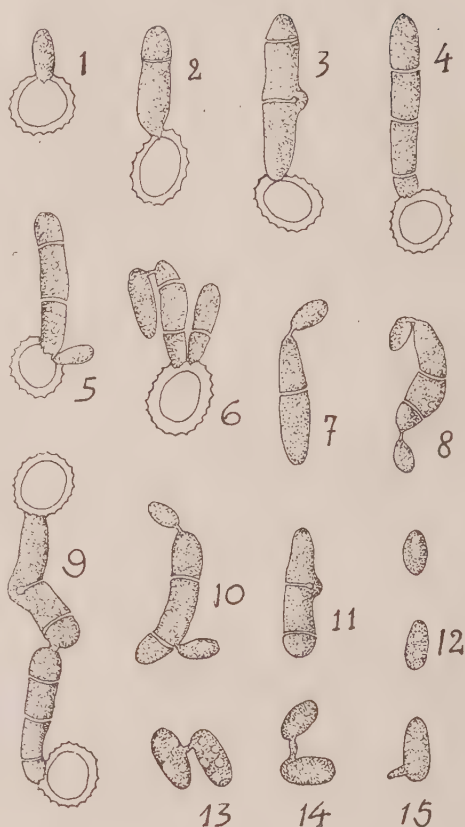


Fig. 42. Germination des spores chez *Ustilago violacea*.

Les spores peuvent donner en même temps, au moment de la germination, plusieurs promycéliums qui se divisent d'une manière normale en deux ou trois cellules (fig. 42 : 5, 6).

(II). DÉVELOPPEMENT DU CHAMPIGNON EN CULTURE

Semées sur les milieux solides (Sabouraud, Czapek, moût de bière gélosé), les sporidies ovoïdes se multiplient très rapidement,

par bourgeonnement, à la façon des levures. Mais parmi ces trois milieux utilisés, le Sabouraud est particulièrement favorable à la croissance de ce champignon : trois jours après l'ensemencement dans un tube à essai, à 25° C., se produisent des petites colonies rondes, saillantes, blanches et surtout caractérisées par un aspect très laiteux-brillant. Les sporidies à forme de levures se multiplient successivement et en même temps les colonies croissent progressivement. Celles-ci se fusionnent, plus tard, les unes aux autres pour former de grandes colonies, à marge lisse, de formes irrégulières ou en longues traînées (Pl. xxv : 6). Enfin une couche de culture assez épaisse se forme sur toute la surface du milieu.

Après dix jours, la culture devient jaunâtre et à surface finement froissée ou plutôt méruloïde, tandis que celles qui se cultivent sur d'autres milieux, ont toujours une teinte blanchâtre (Czapek) ou un peu rosâtre (moût de bière gélosé) et à surface non froissée mais complètement lisse et brillante.

Depuis le 17 janvier 1935 jusqu'au 15 août 1936, nous avons suivi sans interruption, sur ces milieux solides, le développement de ce champignon. Mais il est très rare que les anastomoses se produisent entre les sporidies comme celles qu'on a observées sur des milieux nutritifs liquides. De plus, les mycéliums issus de la germination des sporidies ne se sont pas bien développés dans nos cultures et nous n'avons pu, non plus, observer les phénomènes de la sporulation.

XI. *Ustilago Bungeana* YEN

(I). GERMINATION DES SPORES

La germination des spores de ce champignon est très difficile à réaliser. Placées sur des milieux nutritifs liquides ou solides, les spores ne manifestent pas encore l'activité de germination après deux jours; par contre, le développement des bactéries qui contaminent très facilement la culture, est déjà bien avancé au bout de 24 heures. Cette contamination empêche complètement le développement de notre champignon. Pour éviter la contamination bactérienne, nous avons essayé également de faire germer les spores sur le liquide à acide tartrique, mais elles n'offrent aucune manifestation germinative.

Sur l'eau stérilisée, quelques spores ont pu germer au bout

de trois jours, en donnant un promycélium assez épais qui ne tarde pas à se diviser par trois cloisons, en quatre cellules sur lesquelles apparaissent régulièrement quatre sporidies ovoïdes ou plus ou moins allongées (fig. 43 : 1, 2, 3). Mais habituellement ces dernières se forment, d'une manière différente des autres espèces d'*Ustilago*, paire à paire au niveau de la première et la troisième cloisons et se placent toujours latéralement sur un côté du promycélium (fig. 43 : 3).

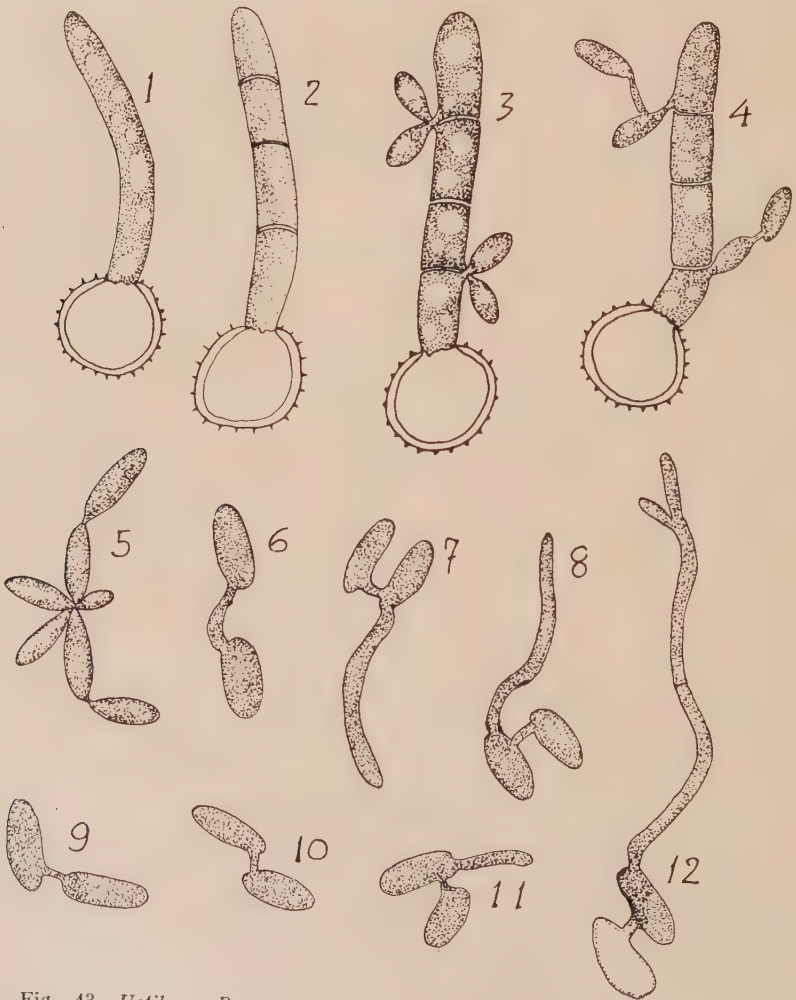


Fig. 43. *Ustilago Bungeana*: germination des spores (explication dans le texte).

En se détachant de leur support du promycélium, les sporidies s'anastomosent constamment deux à deux par une communication canaliculaire (*fig. 43 : 4, 6, 9, 10*). Puis sur l'une d'elles se produit généralement un mycélium qui s'allonge et se ramifie en se cloisonnant (*fig. 43 : 7, 8, 9, 11, 12*). Morphologiquement on voit le contenu des sporidies anastomosées se transporter entièrement dans ce mycélium (*fig. 43 : 11*).

D'après nos observations, le mode de germination des spores de ce champignon ressemble beaucoup à celui d'*U. anomala* tel que BREFELD (1895) l'a signalé. On peut le résumer schématiquement par la figure suivante (*fig. 44*).

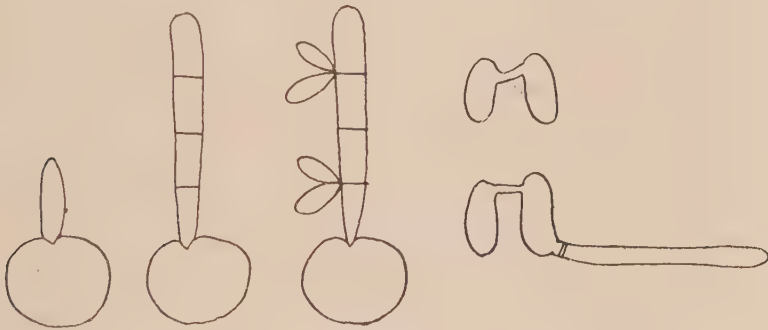


Fig. 44

(II). CARACTÈRES CYTOLOGIQUES

En étudiant les matériaux vivants, nous voyons facilement que les colorations vitales au bleu de crésyl font apparaître, dans les jeunes promycéliums, de nombreuses granulations fortement colorées en rouge violet. Celles-ci se localisent, le plus souvent, dans les vacuoles et sont animées par des mouvements browniens (*fig. 45 : 12*). Puis elles se fusionnent les unes aux autres pour former des granulations plus ou moins grosses qui se dissolvent, enfin, dans les vacuoles se colorant uniformément. Ces granulations présentent des caractères absolument analogues à ceux des corpuscules métachromatiques.

Au fur et à mesure que les promycéliums s'accroissent, se cloisonnent et donnent des sporidies, les petites vacuoles se fu-

sionnent les unes aux autres pour constituer des grosses vacuoles (canaux vacuolaires) qui se colorant en rouge pâle au rouge neutre et en violet pâle au bleu crésyl, occupent, après la formation de sporidies, presque toute la cavité de la cellule du promycélium (*fig. 45 : 13, 14*). En même temps, le cytoplasme passe dans les sporidies dans lesquelles se produisent, à nouveau, de petites vacuoles qui renferment également des corpuscules métachromatiques. Les mêmes phénomènes s'observent aussi bien dans les sporidies isolées ou anastomosées que dans le filament mycélien issu de la germination de celles-ci (*fig. 45 : 15*).

Quand on étudie le matériel fixé au liquide de Bouin et coloré par l'hématoxyline ferrique, on constate facilement que le noyau diploïde ne se divise pas à l'intérieur de la spore, mais au contraire il s'engage, d'abord, dans le promycélium où il donne, par deux divisions nucléaires successives, quatre noyaux qui sont destinés aux sporidies (*fig. 45 : 1, 2*). Dans des circonstances favorables (sur moût de bière gélosé ou liquide, à 20° C. environ), les sporidies se multiplient indéfiniment par bourgeonnement et chaque sporidie-fille renferme toujours un noyau (*fig. 45 : 3*). Pendant que sur l'eau stérilisée, les sporidies s'anastomosent régulièrement deux à deux par une communication canaliculaire courte (*fig. 45 : 4*). Par cette communication, le noyau ainsi que le cytoplasme de l'une des sporidies anastomosées passe dans l'autre pour constituer une cellule à deux noyaux (dikaryon) (*fig. 45 : 5, 6, 7*). Celle-ci, ayant la valeur d'une zygosporie pourvue d'un dikaryon, germe en donnant un filament mycélien dans lequel se transporte le dikaryon ainsi que le protoplasme des cellules anastomosées (*fig. 45 : 8, 9, 10, 11*). Une cloison se forme presque aussitôt entre le mycélium et la sporidie qui porte le filament mycélien (*fig. 45 : 8, 9, 11*). Ce filament binucléé doit être considéré comme le point de départ des mycéliums à cellules binucléées qui sont capables d'infecter une plante et donner lieu à la formation des spores charbonneuses.

Dans nos cultures, ce champignon se développe très facilement et assez vite. Mais les sporidies se multiplient toujours, par bourgeonnement, à la façon des levures (sur moût de bière gélosé ou liquide et sur Sabouraud). Par contre, les filaments mycéliens se produisent très rarement, tandis que sur l'eau stérilisée, on voit, au contraire, se former toujours des mycéliums courts issus de la

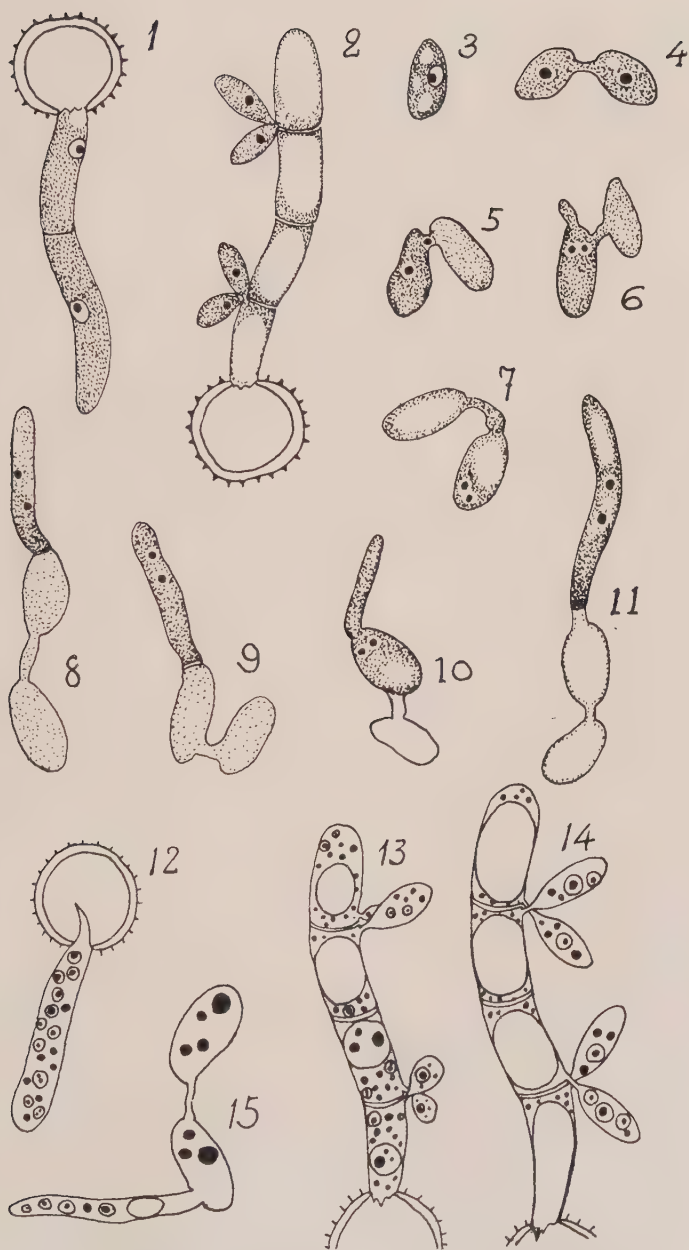


Fig. 15. *Ustilago Bungeana* : 1. jeune promycélium ; 2. promycélium portant des sporidies uninucléées ; 3. sporidie uninucléée libre ; 4, 5, 6, 7. anastomose et passage du noyau entre les sporidies ; 8, 9, 10, 11. mycélium binucléé se produisant dans une anastomose ; 12, 13, 14. corpuscules métachromatiques (représentés en points noirs).

germination des sporidies anastomosées. Ces mycéliums perdent de bonne heure, sur ce milieu défavorable, leur activité de développement. Nous n'avons pas pu suivre complètement le cycle de croissance de cet *Ustilago*.

XII. *Sphacelotheca Lioui* YEN

(I). GERMINATION DES SPORES

Les spores de ce champignon germent très facilement, à 17°-35° C., en 14 heures sur des solutions nutritives. Généralement le promycélium se divise d'abord en deux sections par une cloison (Pl. xviii : 1, 2, 3, 4) ; ainsi les deux autres cloisons se forment simultanément ; donc quatre cellules s'établissent typiquement dans un promycélium (Pl. xviii : 5). Celles-ci tantôt donnent au niveau des cloisons naissance à quatre sporidies en forme de fuseau (Pl. xviii : 19), tantôt s'anastomosent deux à deux par une communication d'anse en forme de coude (Pl. xviii : 6, 7, 8).

Les sporidies peuvent se multiplier très rapidement à la façon des levures, par bourgeonnement sur les milieux solides (Sabouraud ou moût de bière gélifié). Mais sur le milieu liquide favorable (moût de bière dilué) souvent elles s'anastomosent, à leur tour, deux à deux et quelquefois germent isolément en donnant un mycélium mince qui s'anastomose, un peu plus tard, soit avec un mycélium de son genre, soit avec un mycélium issu de la cellule du promycélium (Pl. xviii : 9, 10, 11, 12, 13).

Quelquefois le promycélium peut se diviser en cinq cellules par quatre cloisons ; les quatre premières s'anastomosent habituellement deux à deux alors que la cinquième cellule qui adhère au contenu de la spore germane ne donne ni sporidie ni filament mycélien (Pl. xviii : 7, 8).

En général les anastomoses d'anse peuvent s'allonger très rapidement en émettant des mycéliums minces et cloisonnés qui s'anastomosent parfois entre eux.

D'après nos observations, on peut constater que la germination des spores de ce champignon s'effectue selon un mode typique correspondant respectivement à celui d'*U. hordei* ou de *Sph. cruenta*.

(II). DÉVELOPPEMENT DU CHAMPIGNON ET SPORULATION EN CULTURE

D'après nos essais nous voyons que les spores de ce champignon germent normalement à la température 15°-35° C. (optimum), en donnant un promycélium divisé en quatre cellules qui tantôt produisent des sporidies, tantôt s'anastomosent deux à deux. Quand on essaie de faire germer les spores à 40°-41° C. (maximum), celles-ci germent d'une manière différente : une spore donne un promycélium qui se divise non en quatre cellules, mais en deux sur lesquelles se produisent successivement des sporidies allongées (fig. 46 : 1, 2, 3). Pendant ce stade les sporidies qui se libèrent à la surface du milieu, peuvent se multiplier indéfiniment par bourgeonnement à la façon des levures (fig. 46 : 4, 5), mais les anastomoses ne se produisent jamais dans ces conditions. Par contre nous avons observé, parfois, un cas où

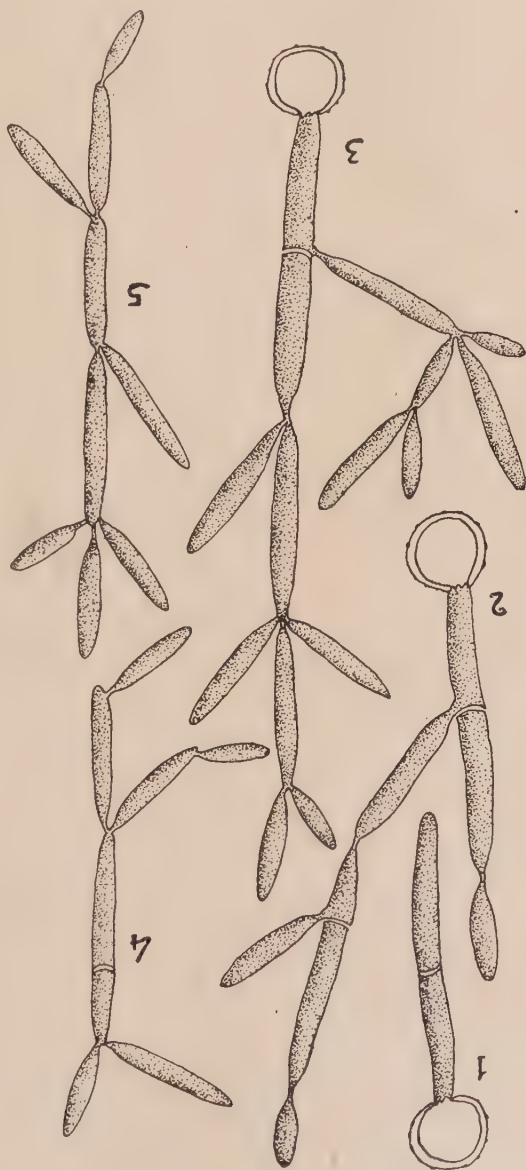


Fig. 46. *Sphacelotheca Lioni* : germination des spores à la température maxima.

quelques spores ont germé à 45° C. et où les sporidies allongées se sont multipliées également.

D'autre part, ce champignon se cultive, à la température optima (15°-35° C.), très facilement sur des solutions nutritives et un voile se forme rapidement au bout de deux ou trois jours. Ce dernier est composé généralement par les mycéliums minces et ramifiés. Mais à la surface du voile, les sporidies se multiplient abondamment en constituant une mince couche blanche farineuse, tandis qu'à la face inférieure du voile se produit, en même temps, une couche de mycéliums à l'aspect floconneux qui se développe à l'intérieur du liquide. Après deux semaines, en vieillissant, le voile, qui ne tombe jamais au fond du tube à essai, prend une teinte ocre et offre une surface gondolée. Les mycéliums qui se développent dans le liquide, se transforment au bout de deux ou trois semaines, par accumulation de protoplasme, en organes arrondis ou ovoïdes qui représentent très vraisemblablement le début de la sporulation.

(III). CARACTÈRES CYTOLOGIQUES

Les colorations postvitales au bleu de crésyl très dilué, font apparaître dans les promycéliums, et même dans les spores, au moment où les corpuscules métachromatiques ne se colorent pas encore, des figures de noyaux distinctement nettes : le nucléole prend une teinte bleue d'azur, unie, pâle et le nucléoplasme reste incolore, homogène, mais beaucoup plus réfringent que le protoplasme (Pl. xviii : 1, 2, 3, 4, 5). Le noyau diploïde ne se divise pas, en général, à l'intérieur de la spore, mais il s'engage d'abord dans le promycélium (Pl. xviii : 1, 2, 3) dans lequel s'effectue successivement deux fois la division nucléaire pour former quatre noyaux qui sont destinés aux quatre cellules du promycélium (Pl. xviii : 4, 5). Celles-ci tantôt produisent des sporidies proprement dites uninucléées (Pl. xviii : 17, 19), tantôt s'anastomosent deux à deux par une communication latérale (Pl. xviii : 6, 8). Grâce à cette dernière, le noyau de l'une des cellules anastomosées s'introduit dans l'autre pour constituer un dikaryon (Pl. xviii : 7) qui peut s'engager directement, un peu plus tard, dans le mycélium issu de la germination des cellules anastomosées (Pl. xviii : 17).

en vue de produire des filaments à cellules binucléées (Pl. XVIII : 23). Ceux-ci peuvent donner de nouveau, par mitose conjugée ou par la combinaison du noyau à la façon de DICKINSON (A, AB, B), des mycéliums à cellules également binucléées (Pl. XVIII : 15, 16).

Les anastomoses peuvent avoir lieu entre les sporidies allongées ou entre une sporidie et une cellule du promycélium (Pl. XVIII : 11, 12, 13, 18). Quelquefois elles s'opèrent aussi entre deux cellules du promycélium ou entre deux filaments à cellule uninucléée, issus soit de la germination des sporidies, soit de la germination des cellules du promycélium (Pl. XVIII : 9, 10, 14). Grâce à cette action d'anastomose, le noyau de l'une des cellules anastomosées peut aussi se transporter dans l'autre : là se constitue une cellule à dikaryon, qui donne, à son tour, naissance à un mycélium à cellules également binucléées. C'est actuellement un acte sexuel ainsi qu'on l'a montré chez d'autres espèces d'*Ustilago*.

D'une manière particulière, les promycéliums de ce champignon peuvent se diviser quelquefois en cinq cellules dont la dernière qui adhère au contenu de la spore, dépourvue de noyau, dégénère et meurt peu à peu (Pl. XVIII : 7, 8).

Dans nos cultures faites sur SABOURAUD, à 20° C., pendant un mois environ, on voit se former, dans des mycéliums, des renflements allongés ou arrondis, à deux noyaux et à protoplasme très dense, qui restent réunis au mycélium ou s'en détachent. Ce sont les débuts de chlamydospores (Pl. XVIII : 21, 27, 22, 24, 26).

XIII. *Sphacelotheca Reiliana* (KÜHN) CLINTON

(I). GERMINATION DES SPORES

La germination des spores de cette espèce a été décrite par BREFELD (1883), NORTON (1896), Mc ALPINE (1910), HANNA (1929) et d'autres. Généralement les spores germent en 24 heures en donnant un tube germinatif septé en trois à cinq cellules. Puis les sporidies se forment et se multiplient à la manière des levures.

D'après nos propres essais, on peut dire que la germination de ce champignon en conditions artificielles est relativement difficile. Sur des solutions nutritives (jus de pomme de terre, jus de carotte,

moût de bière dilué) les spores germent assez rapidement, à 15-25° C., en 17 heures environ en émettant un promycélium cloisonné en trois ou quatre, parfois deux ou cinq cellules. Après 24 heures, les sporidies ovoïdes commencent à se produire au niveau des cloisons et au sommet du promycélium (fig. 47 : 2, 8). Quelquefois deux ou plusieurs promycéliums émanent du même pore germinatif. Ces promycéliums s'allongent, se cloisonnent et émettent plus tard des sporidies proprement dites (fig. 47 : 1, 3, 5, 7).

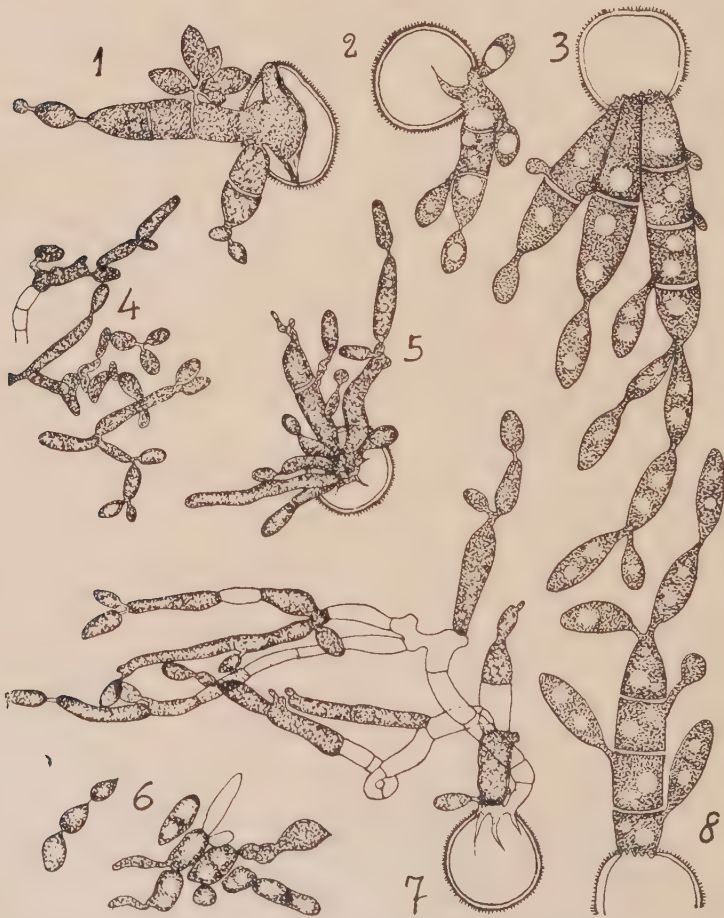


Fig. 47. *Sphacelotheca Reiliana* : germination des spores (explication dans le texte).

Une cellule promycélienne peut donner non seulement une sporidie au niveau des cloisons, mais aussi plusieurs qui se forment et se réunissent au sommet d'un stérigmate court (*fig. 47 : 1*). Généralement les sporidies se multiplient sur ces milieux, librement à la manière des levures. En même temps, on voit des sporidies qui restent attachées au promycélium qui les a produites et qui se multiplient successivement sur place, par bourgeonnement selon une chaîne ou en une masse (*fig. 47 : 1, 3*).

Les cellules du promycélium peuvent également émettre directement des mycéliums latéraux qui se ramifient en s'allongeant indéfiniment.

Sur les solutions nutritives utilisées, on n'a pas pu trouver d'anastomose ni entre deux sporidies ni entre deux cellules du promycélium.

Les températures optima et maxima pour la germination des spores de ce champignon sont, d'après nos essais, 15°-35° C. et 40° C.

(II). DÉVELOPPEMENT DU CHAMPIGNON ET FORMATION DES SPORES

Nous avons fait aussi des essais sur des milieux solides tels que Sabouraud, Czapek glucosé gélosé, moût de bière gélosé, etc... Les spores germent presque aussi vite que sur des solution nutritives. Seulement les sporidies, ovoïdes ou en forme de bâton ou d'haltère, sont beaucoup plus grandes qu'à l'ordinaire ($3,3-6,6 \times 8,3-18,5 \mu$).

Parmi les milieux solides dont nous nous sommes servi, le milieu de Czapek glucosé gélosé est peu favorable pour ce champignon et la végétation y est très lente et bien maigre. Tandis que le moût de bière gélosé et le Sabouraud sur lesquels se produit abondamment la sporulation, sont très favorables à cette espèce ainsi que nous allons le voir par l'exemple suivant :

Culture sur milieu de Sabouraud.

Ensemencement des sporidies le 11 octobre 1924.

Température : 25°C.

Le 12 octobre (au bout d'une journée) : de grosses colonies blanches, saillantes, d'un aspect laiteux et d'une surface finement granuleuse, se produisent. Elles sont composées des sporidies

ovoïdes qui se multiplient rapidement, par bourgeonnement, à la façon des levures.

Le 13 octobre (après deux jours) : Les grosses colonies confluent rapidement pour former une couche de sporidies homogène, brillante, blanche, s'étendant sur toute la surface du milieu. En examinant cette couche, on voit qu'elle comporte des sporidies qui sont en train de se multiplier.

Le 14 octobre (trois jours après) : La culture a toujours une teinte blanche et un aspect brillant. Mais sur toute la surface de la culture se produisent, avec une grande densité, de fins plis qui lui donnent l'aspect méruloïde. En examinant ces derniers, on voit des sporidies émettre tantôt des bourgeonnements, tantôt des mycéliums filamenteux qui s'allongent, devenant multicloisonnés.

Le 18 octobre (après une semaine) : La culture, plus vieille, prend une teinte fauve jaunâtre. Sur toute la surface de la culture, les plis sinueux s'accroissent et leur donnent un aspect tout à fait méruloïde.

Du 23 octobre jusqu'au 15 novembre (après un mois environ) :

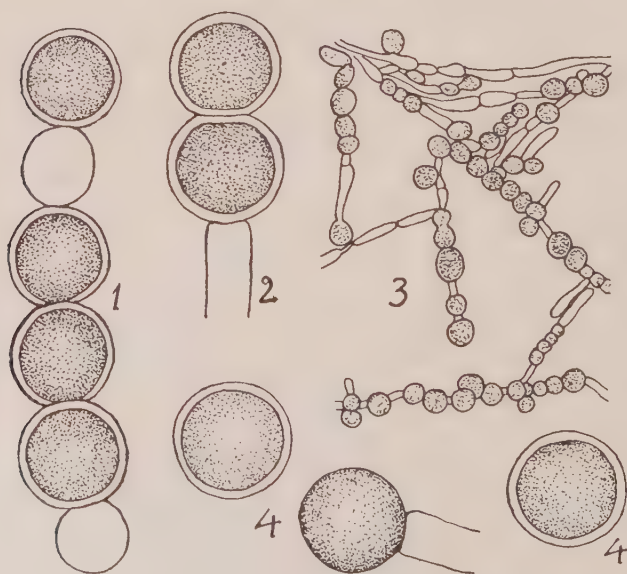


Fig. 48. *Sphacelotheca Reiliana* : sporulation en culture (explication dans le texte).

La culture est brun jaunâtre. Mais elle conserve toujours, sur sa surface, la même forme méruloïde et brillante (Pl. xxv : 5).

Après deux mois, la culture est brun foncé. Aux bords et en la partie supérieure, elle est complètement desséchée. Mais on y trouve des petites taches blanches, de forme irrégulière, qui, au microscope faible (obj. 3 + ocul. 5), permettent de distinguer nettement, parmi des mycéliums morts, les jeunes chlamydospores arrondies disposées soit en chaîne très longue, soit en masse assez épaisse (fig. 48 : 3). Sous l'action du bleu coton lactique, on voit distinctement de jeunes spores à membrane double, soit isolées, soit se disposant en chaîne ou adhérant au mycélium âgé, et mesurant généralement 4,8 à 12 (-16) μ de diamètre (fig. 48 : 1, 2, 4).

XIV. — *Sphacelotheca cruenta* (KÜHN) BUBAK

(I). GERMINATION DES SPORES

La germination des spores de ce champignon a été décrite par BREFELD (1883), TAKASUGI et AKAISHI (1934), et d'autres. Généralement les spores germent en 12 heures et émettent un promycélium septé en quatre cellules dont chacune produit une sporidie qui se multiplie par bourgeonnement comme les levures. Les anastomoses entre les sporidies et les cellules promycéliennes sont également observées (BREFELD). Les températures minimum, optimum et maximum pour la germination des spores ont été signalées par TAKASUGI et AKAISHI comme suivantes : 12°, 25°, 43° C...

Nous avons essayé aussi de faire germer des spores de cette espèce. Mais selon la composition du milieu utilisé, la germination se produit différemment.

1° Dans l'eau stérilisée ou ordinaire : Les spores germent moins rapidement que sur d'autres milieux nutritifs liquides. Les promycéliums sont naturellement beaucoup plus minces. Ils se divisent en quatre cellules par trois cloisons et ne manifestent aucune activité à produire des sporidies proprement dites. Par contre, chacune des cellules du promycélium communique par une anastomose en forme de coude ou en forme de boucle avec

une autre cellule voisine. Généralement, sur le dos des coudes et des boucles (anastomoses) pousse un filament mycélien mince et long (Pl. xix : 12). Quelquefois, au lieu de former des anastomoses, chaque cellule du promycélium produit un mycélium filamenteux qui s'allonge et en même temps se cloisonne.

2° Sur des solutions nutritives : Les spores germent, sur les solutions nutritives, très rapidement, à 25° C. environ, en cinq ou six heures. C'est sur le liquide de Czapek et le moût de bière dilué que les spores germent de la manière la plus typique en donnant un tube germinatif cloisonné en quatre cellules dont chacune porte, au niveau des cloisons, et au sommet du promycélium, une sporidie allongée (Pl. xix : 5, 6, 7, 8, 9,). Souvent une anastomose s'opère entre deux cellules au promycéliennes voisines également en forme de coude ou de boucle comme sur l'eau (Pl. xix : 10, 11, 13). On observe aussi fréquemment qu'une cellule du promycélium peut émettre un mycélium mince qui s'anastomose facilement avec une autre cellule promycélienne ou un autre mycélium d'origine différente (Pl. xix : 1, 2).

Tandis que sur le jus de carotte le promycélium se cloisonne également en quatre cellules, il y produit rarement quatre sporidies proprement dites comme sur d'autres solutions nutritives. Par contre il présente des mêmes caractères comme sur l'eau ordinaire : Les quatre cellules du promycélium émettent quatre filaments mycéliens minces et longs qui s'allongent et se cloisonnent, à leur tour, en plusieurs sections (Pl. xix : 14). Mais quelquefois ces dernières donnent, un peu plus tard, des sporidies allongées et de forme ordinaire (Pl. xix : 15). Dans nos cultures, les anastomoses peuvent avoir lieu non seulement entre deux sporidies et deux cellules du promycélium, mais aussi entre une sporidie et une cellule promycélienne ou entre deux cellules du mycélium d'origine différente (Pl. xix : 1, 2, 4, et Pl. xx : 15, 16, 17, 18, 19).

Les sporidies sont généralement allongées en forme de bâton ; elles mesurent de $2-2,5 \times 11,5-18,5 \mu$. Elles se multiplient très rapidement par bourgeonnement à la façon des levures et parfois germent isolément en émettant un mycélium mince (Pl. xix : 17, 18). Celles qui proviennent du milieu solide (moût de bière gélosé) sont plus grosses, en forme de bâton ou de fuseau, et mesurant de $1,7-3,5 \times 8,3-33,2 \mu$ (Pl. xix : 16).

Anormalement, les spores peuvent germer en donnant, sur des solutions nutritives, deux promycéliums qui se placent dans deux directions opposées et produisent également des sporidies proprement dites (Pl. xix : 3, et Pl. xx : 4, 5).

D'une façon générale, on peut résumer, à nouveau, schématiquement, les modes de germination des spores par la figure suivante (fig. 49) :

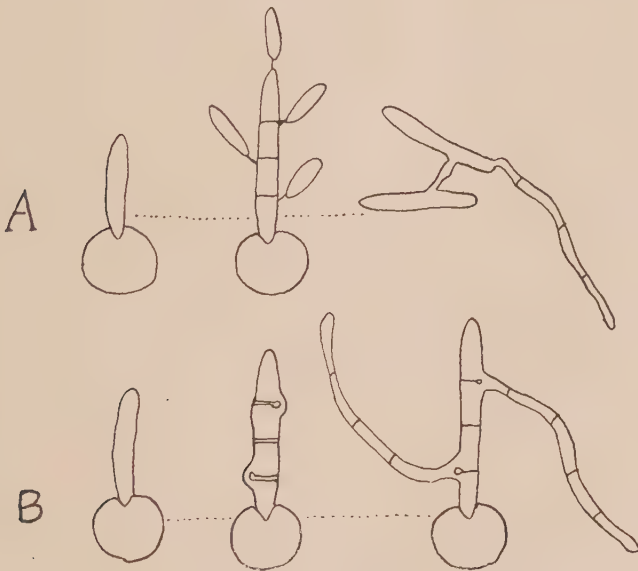


Fig. 49. Représentation schématique de la germination des spores de *Sphacelotheca cruenta*.

(II). CARACTÈRES CYTOLOGIQUES

Dans ce champignon comme dans d'autres espèces d'*Ustilago*, le noyau diploïde se transporte en général, au moment de la germination, dans le promycélium (Pl. xx : 1). Dans celui-ci s'opèrent successivement la première et la deuxième divisions nucléaires et s'y forment quatre noyaux qui sont destinés à quatre cellules du promycélium entre lesquelles se produisent des anastomoses (Pl. xx : 7, 8). Grâce à celles-ci le noyau de l'une des cellules anastomosées émigre dans l'autre en vue de former une cellule à deux noyaux sur laquelle se produit un filament mycélien dans lequel

s'introduit le dikaryon (Pl. xx : 9, 10, 11, 12). Tous les mycéliums issus de la germination de l'anastomose, sont par conséquent toujours à cellules binucléées. Dans ces dernières, les deux noyaux du dikaryon se divisent souvent simultanément, après mitose conjuguée, en quatre noyaux qui, se séparant en deux groupes, sont destinés à deux cellules également binucléées (Pl. xx : 13, 14).

D'autre part, les cellules du promycélium émettent des sporidies proprement dites dans lesquelles s'introduit toujours un noyau (Pl. xx : 2, 3, 4). Celles-ci se multiplient rapidement, surtout sur des milieux nutritifs solides, par bourgeonnement, à la façon des levures, en donnant indéfiniment des sporidies-filles qui renferment un noyau (Pl. xx : 6). Parfois, une spore en germent émet, selon deux directions opposées, deux promycéliums munis ou dépourvus de cloison, qui portent également des sporidies (Pl. xx : 5). C'est le seul cas qui nous permette de constater que le noyau diploïde puisse se diviser, à l'intérieur de la spore.

De toute façon, les sporidies, en s'allongeant, s'anastomosent très facilement deux à deux, surtout dans des solutions nutritives, par une communication canaliculaire plus ou moins longue. Le noyau de l'une des sporidies anastomosées passe dans l'autre où s'effectue une cellule à deux noyaux (Pl. xx : 15, 16, 17, 18). Les anastomoses peuvent également avoir lieu entre une sporidie et un filament à cellule uninucléée (Pl. xx : 19). En résumé, après anastomoses, les cellules à deux noyaux deviennent le point de départ d'un mycélium à cellules binucléées, ainsi que nous avons observé dans plusieurs espèces d'Ustilaginées.

XV. — *Sphacelotheca sorghi* (LINK) CLINT.

(I). GERMINATION DES SPORES

La germination des spores de cette espèce a été décrite par plusieurs auteurs : BREFELD (1895), PRILLIEUX (1895), NORTON (1896), CLINTON (1897), McALPINE (1910), KULKARNI (1922), puis par nous-même (1934) qui avons décrit récemment nos essais de germination des spores de ce champignon recueilli en Chine par M. LIU, en 1933.

1° Sur l'eau : D'après MacALPINE les spores germent, sur ce milieu, en 24 heures et pour NORTON, les promycéliums sont déjà formés six ou huit heures après l'ensemencement. Nous avons noté que les spores, placées à la surface de l'eau stérilisée dans un tube à essai ou de l'eau ordinaire dans un verre de montre, commencent à germer généralement au bout de dix heures, à 17°-20° C., en donnant des tubes germinatifs encore courts. Après dix-sept heures, les promycéliums poussent droit jusqu'à une certaine longueur de 20 μ environ ; en même temps, ils sont septés en quatre cellules. Au bout de vingt-quatre heures, les promycéliums s'allongent successivement pour former un filament mince et long (*fig. 50 : 6*). En même temps d'un côté, au niveau des cloisons, se produit une communication entre deux cellules promycéliennes voisines et se forme une sorte de rétrécissement arqué en forme de coude (anastomose) ; quelquefois il se produit aussi une boucle d'anastomose ronde, comme on le voit souvent chez d'autres *Ustilago* (*fig. 50 : 2, 3, 4*). Les anastomoses peuvent s'allonger immédiatement pour former également des filaments mycéliens minces et longs (*fig. 50 : 5, 7*). Souvent, au lieu de produire des anastomoses, les cellules du promycélium émettent directement des filaments latéraux qui peuvent s'allonger comme ceux qui proviennent des spores germinantes.

En général, les filaments minces et longs sont le siège d'une migration de protoplasme vers le sommet du mycélium qui est en voie de croissance, et se cloisonnent de nouveau en plusieurs sections ; ils laissent ainsi la partie initiale vide et distinctement cloisonnée comme ce que KNIEP (1921) a constaté chez *Urocystis anemones*.

Du quatrième jusqu'au trente cinquième jour après l'ensemencement, on ne voit guère que les articles, de tailles différentes ; ils proviennent probablement de la désarticulation du mycélium mince et long et on les considérerait autrefois comme des sporidies cylindriques (PRILLIEUX) (*fig. 50 : 15*). Il y a encore d'autres articles ovoïdes ou courbés qui proviennent probablement de la séparation du promycélium épais ou des cellules anastomosées (*fig. 50 : 13, 14*). En tout cas, nous n'avons pas encore trouvé dans l'eau ordinaire ou sur l'eau stérilisée, des sporidies proprement dites comme celles venant sur un milieu nutritif.

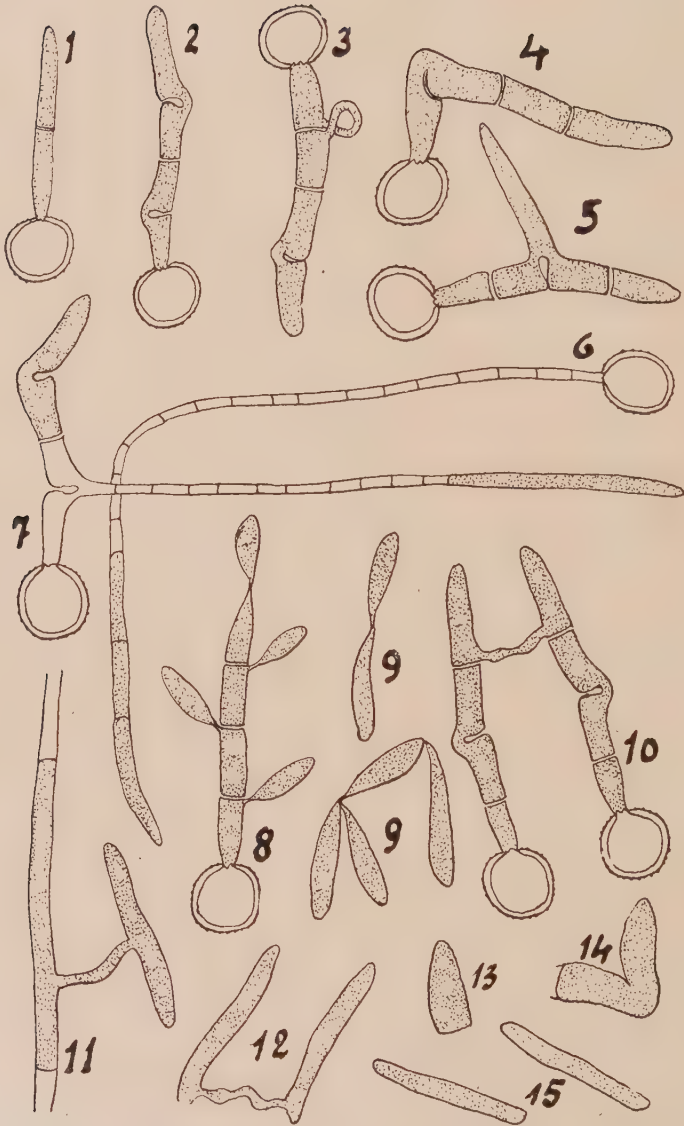


Fig. 50. *Sphacelotheca Sorghi*: germination des spores (explication dans le texte).

2° *Sur des solutions nutritives* : Les spores, semées sur la surface des solutions nutritives telles que le milieu de Czapek, le jus de pomme de terre, le moût de bière dilué, germent rapidement

en huit heures à 25° C. Le promycélium est à peu près comme celui qui se développe sur l'eau, mais plus épais. Ensuite on voit que les promycéliums se cloisonnent, en général, en quatre cellules par trois cloisons tandis que la cellule basale reste en continuité avec la spore. A ce moment l'anastomose se produit entre des cellules promycéliennes voisines (*fig. 50 : 1, 2, 3, 4, 5*). Dès vingt heures après l'ensemencement, on peut observer quatre sporidies oblongues se développer sur chaque promycélium (*fig. 50 : 8*). Toutes les sporidies qui restent attachées au promycélium ou flottent isolément à la surface du milieu, se multiplient indéfiniment par bourgeonnement à la façon des levures (*fig. 50 : 9*).

Il convient ici de mettre en évidence un phénomène d'une certaine importance : entre deux promycéliums septés, entre une sporidie cylindrique et une cellule du promycélium, surtout entre deux sporidies cylindriques libres, on voit des anastomoses très nettes se produire sous forme de petits canaux de longueur et de forme variables (*fig. 50 : 10, 11, 12*).

XVII. *Tilletia tritici* (BJERK) WINT.

(I) GERMINATION DES SPORES

La germination des spores de ce champignon a été signalée pour la première fois, par PREVOST (1807) qui, ayant découvert les tubes filiformes poussés par les spores germinantes sur l'eau, figurait en même temps l'existence des sporidies primaires et des sporidies secondaires. Puis, en 1847, BERKELEY aperçoit, en faisant germer des spores, des anastomoses entre les sporidies. TULASNE (1854), KÜHN (1858), WOLF (1874) BREFELD (1883), DANGEARD (1893), WOOLMAN et HUMPHREY (1924), HAHNE (1925), RABIEN (1927), KOCK (1932), FLOR (1932), VASSILIEVSKY (1933), BULLER (1933), etc. ont décrit tous les processus de la germination.

En général les spores germent, sur l'eau comme sur le milieu nutritif, en émettant un promycélium, dépourvu de cloison, au sommet duquel se produisent huit à seize sporidies aciculaires. Entre ces dernières se forment immédiatement des anastomoses qui relient celles-ci toujours deux à deux selon le schéma en H ou eu U, une fois libérées. Les sporidies primaires peuvent émettre

tantôt directement des sporidies secondaires en forme de croissant, tantôt des mycéliums minces et ramifiés. Les sporidies secondaires germent isolément et produisent, plus tard, des sporidies tertiaires également en forme de croissant, qui donnent, à leur tour, des mycéliums minces et ramifiés.

Nous avons réalisé, à notre tour, durant deux ans (1934-36) la germination des spores de cette espèce en vue d'obtenir des matériaux pour l'étude cytologique. Sur l'eau comme sur milieu nutritif les spores germent, à 17°-20° C., normalement en donnant un promycélium assez épais et dépourvu de cloison. Celui-ci ne se divise jamais régulièrement, d'après nous, en deux cellules comme PARAVICINI (1917) l'a signalé. Au sommet du promycélium se produisent souvent huit ou seize sporidies aciculaires et beaucoup plus rarement quatre. Dans nos cultures, nous n'avons pas observé les dix sporidies qui couronneraient le sommet du promycélium selon certains auteurs.

Les sporidies primaires, produites sur milieux nutritifs (moût de bière dilué, jus de carotte, jus de pomme de terre) sont toujours anastomosées d'une manière régulière, deux à deux. Tandis que celles, obtenues sur l'eau ordinaire ou stérilisée, peuvent être libérées parfois isolément.

A la température hivernale (5°-7° C.), les spores peuvent germer aussi bien, mais la germination s'effectue d'abord deux fois moins rapidement (huit jours environ). Le promycélium se ramifie en s'allongeant rapidement, ou donne plus généralement des sporidies ordinaires.

Les températures minimum, optimum et maximum pour la germination des spores sont 5°, 15°-20°, et 28° C. D'après HAHNE (1925) la température maximum est 36° C. environ. Mais nous avons fait plusieurs essais de germination à 35° C., sans résultat, ce qui semble bien infirmer les indications de cet auteur. D'après RABIEN (1927), la température maximum est 20°-21° C. Par contre on a fait germer souvent des spores à 25° C.

Du point de vue génétique, FLOR (1931 et 1932) a signalé, en faisant des cultures monosporidiales, l'hétérothallie de ce champignon. La culture monosporidiale n'infecte jamais la plante-hôte pour donner des fructifications cariées. L'existence dans ce champignon de deux groupes de sporidies correspondant à deux

sexes différents est tout à fait visible et entièrement conforme à ce que KNIEP (1919) a signalé chez *Ustilago violacea*.

La vitalité des spores de ce champignon se conserve très longtemps, plus de douze ans, en herbier, d'après WOOLMAN et HUMPHREY (1924).

Des spores, semées sur le milieu nutritif liquide et tombées au fond du tube à essai, peuvent aussi germer et donnent généralement des ramifications en mycéliums minces. Elles n'émettent jamais d'une façon normale des sporidies ordinaires.

(II). DÉVELOPPEMENT ET SPORULATION DU CHAMPIGNON

En faisant des cultures sur différents milieux solides (Sabouraud, moût de bière gélosé, Czapek, etc.) on se rend compte que ce champignon se cultive plus facilement et plus favorablement sur le moût de bière gélosé. Les petites colonies arrondies se forment au bout d'une semaine à 20° C. Presque aussitôt après, une poussière farineuse blanche s'étend rapidement sur toute la surface de la colonie. Au microscope, on constate que cette poussière provient de la formation de sporidies en forme de croissant (*fig. 51 : 1*). D'après une intéressante observation de BULLER (1933), ces sporidies falsiformes peuvent se déplacer mécaniquement, grâce à une goutte de liquide qui se produit à leur base, assez loin du stérigmate qui les a produites. Grâce à ce mouvement de déplacement des sporidies, la culture se développe très rapidement à son périmètre et occupe, après une quinzaine de jours, toute la surface du milieu dans un tube à essai, formant une couche pulvérulente assez épaisse, d'un aspect de farine blanche desséchée. En même temps, les mycéliums issus de la germination des sporidies, pénètrent souvent à l'intérieur du milieu en produisant des arborescences qui s'enfoncent de plus en plus en rayonnant.

Après quarante jours, la culture vivante peut être considérée comme vieille et sa teinte de blanchâtre est devenue brune. Les filaments mycéliens ramifiés se renflent de place à place en formant, par accumulation protoplasmique, des organes arrondies ou ovoïdes, isolés ou quelquefois en chaîne, que l'étude cytologique permet d'interpréter comme correspondant au commencement de la sporulation. (*fig. 51 : 2, 3, 4 ; et Pl. xxv : 4*).

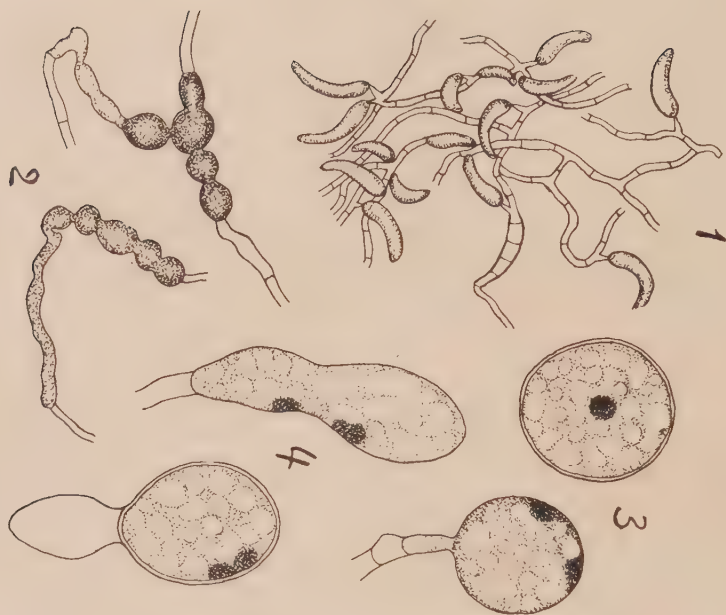


Fig. 51. Sporidies secondaires et formation des spores en culture, chez *Tilletia tritici*.

Sur milieu nutritif liquide, moût de bière par exemple, ce champignon se cultive plus rapidement que sur milieu solide. Au bout d'une semaine à 17°-20° C., ou après deux semaines à 5°-10° C., un voile à surface blanche apparaît. En même temps les mycéliums, localisés à la surface inférieure du voile, s'allongent et se ramifient à l'intérieur même du milieu liquide en constituant une couche veloutée-floconneuse blanche. Cette dernière se développe en même temps que le voile du champignon qui s'épaissit successivement en prenant une couleur plus foncée (brun pâle) avec le vieillissement. Les organes arrondis que l'on considère comme le commencement de la sporulation, peuvent être également obtenus, après quarante jours, dans ce milieu.

Nous avons suivi maintes fois, de la germination à la sporulation, la culture de ce champignon, toujours sur son milieu préféré (moût de bière gélifié). Nous avons obtenu presque toujours les jeunes spores de couleur légèrement brune, à membrane lisse, ainsi que BREFFELD (1883) les a décrites. Mais nous n'avons jamais

pu obtenir, en culture, des spores de la même couleur et de la même ornementation que celles formées dans la nature.

(III). CARACTÈRES CYTOLOGIQUES

Ce champignon a fait l'objet, au point de vue cytologique, de nombreuses recherches pendant ce dernier demi-siècle. Le premier, en 1893, DANGEARD, faisant germer des spores, observait que le noyau de la spore passe dans le promycélium et s'y divise par trois bipartitions successives en huit noyaux qui sont destinés aux sporidies. Il a observé, en même temps, des anastomoses entre les sporidies. Mais il a confirmé que celles-ci ne jouent aucun rôle dans le phénomène de la sexualité. Puis PARAVICINI (1917) a signalé que la division nucléaire du noyau de la spore s'opère aussi dans le promycélium et il a observé, en même temps, des anastomoses entre les sporidies, le passage des noyaux dans celles-ci et des conidies (ou sporidies secondaires) pourvues régulièrement de deux noyaux. Tous ces phénomènes, pour lui comme pour RAWITSCHER (1914), jouent un rôle très important dans la sexualité de ce champignon.

D'après DASTUR (1921), la division nucléaire a également lieu dans le promycélium. Par contre il a constaté que, après les communications d'anastomoses, on trouvait dans des sporidies secondaires tantôt un noyau, tantôt deux noyaux qui se fusionnent parfois en un seul. Pour lui, les sporidies tertiaires sont uninucléées et le mycélium d'infection est formé par des cellules uninucléées jamais régulièrement binucléées.

RAWITSCHER (1914 et 1933) a signalé, d'une manière précise, que la division du noyau a lieu dans la spore et non dans le promycélium. Le noyau diploïde se divise par trois divisions successives, en huit noyaux haploïdes qui semblent posséder deux chromosomes. Par conséquent, le noyau diploïde doit avoir quatre chromosomes. Mais ces derniers ne sont pas encore mis en évidence d'une manière précise. Les anastomoses entre les sporidies sont considérées, par lui, comme équivalant à des phénomènes sexuels.

Récemment Mademoiselle WANG (1934) a étudié aussi la cytologie de cette espèce. Elle a observé, comme DASTUR (1921), que dans les sporidies se trouvent tantôt un noyau, tantôt deux.

Enfin, elle a refusé toute signification sexuelle aux anastomoses qui s'opèrent entre les sporidies. Il est à signaler d'ailleurs que dans ses cultures les mycéliums ne s'étaient pas développés.

Nous avons repris l'étude cytologique de cette espèce et avons pu suivre toute son évolution nucléaire. En faisant germer des spores sur des milieux nutritifs dans un tube à essai à 17°-20 C., la première division du noyau s'effectue généralement non dans la spore, mais dans le promycélium où le noyau s'engage. Des colorations à l'hématoxyline ferrique après fixation au Flemming faible mettent en évidence très distinctement des figures de métaphase de la mitose hétérotypique avec un fuseau achromatique se terminant à ses deux extrémités par un petit centrosome et quatre chromosomes placés à l'équateur (Pl. **xxi** : 4, 5, 6 et Pl. **xxiv** : 1, 2). Ainsi on voit souvent, après la première division nucléaire, deux noyaux haploïdes se former dans un promycélium dépourvu de cloison (Pl. **xxii** : 5, 9).

La première mitose est aussitôt suivie d'une deuxième, d'une troisième et parfois d'une quatrième mitoses dont chacune présente toujours deux chromosomes (Pl. **xxii** : 3, 6, 7 ; et Pl. **xxiv** : 11). Ainsi se forment, selon les cas, huit ou seize noyaux disséminés en files dans le promycélium (Pl. **xxii** : 2, 4). Au sommet de ce dernier se produisent aussitôt huit ou seize sporidies (beaucoup plus rarement quatre) dans lesquelles passent les noyaux du promycélium (Pl. **xxii** : 1). Les sporidies une fois formées, ont toujours un noyau bien distinct placé au centre ; elles ne tardent pas alors à s'anastomoser deux à deux, prenant la forme d'H ou d'U qu'elles conservent une fois détachées (Pl. **xxiii** : 1, 2). Au cours de l'anastomose le noyau ainsi que le cytoplasme de l'une des sporidies émigrent dans l'autre ; là, les deux noyaux à sexe différent se rapprochent l'un à côté de l'autre pour constituer ainsi un dikaryon comme la première phase d'un acte sexuel (plasmogamie).

La sporidie binucléée, qui équivaut à une zygospore, peut alors produire directement un mycélium à cellules binucléées ou donner naissance à une sporidie secondaire en forme de croissant et également binucléée (Pl. **xxiii** : 3, 5, 9). Les sporidies secondaires forment alors soit des sporidies tertiaires binucléées, soit un mycélium à cellules binucléées (Pl. **xxiii** : 4, 6, 7, 10, 11, 12, 13). Dans les sporidies secondaires ou tertiaires et dans le mycélium prove-

nant des sporidies, les deux noyaux de sexe différent peuvent s'approcher l'un de l'autre, mais jamais se fusionner. En outre, nous n'avons jamais observé, d'une manière précise, des sporidies secondaires ou tertiaires uninucléées ni des mycéliums issus de la germination des sporidies à un seul noyau. Tout cela contraste avec ce qui a été décrit par DASTUR (1921) et WANG (1934).

Pendant la croissance du mycélium issu de la germination des sporidies, les deux noyaux réunis en dikaryon, se placent soit l'un après l'autre, soit l'un s'accolant sur l'autre (Pl. XXI : 14, 16, et Pl. XXIV : 3, 4). Les deux noyaux du dikaryon subissent à chaque partage une mitose conjuguée. Celle-ci, qui se manifeste simultanément par deux haltères effilées parallèlement, se produit souvent dans une partie quelconque de la cellule, le plus souvent à la base d'une ramification (Pl. XXI : 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 15, et Pl. XXIV : 6, 7). Mais il n'a jamais été constaté dans ce champignon d'anses d'anastomoses comme SEYFERT (1927) l'a signalé dans certaines Ustilaginées.

D'autre part, quand on ensemence des spores sur des milieux nutritifs liquides à la température 5° à 10° C., elles commencent à émettre, huit jours après, des promycéliums, tandis que la division du noyau s'est déjà manifestée dans la spore germinente, de sorte qu'on voit souvent huit noyaux qui sont en train de s'effiler dans le promycélium (Pl. XXI : 1, 2, 3). C'est la seule circonstance qui, nous l'avons remarqué maintes fois, permette à la division nucléaire de se produire dans la chlamydospore comme RAWRSCHECHER l'a signalé. Dans cette condition, tantôt les promycéliums, qui possèdent huit ou seize noyaux, donnent à leur sommet huit ou seize sporidies pourvues généralement d'un noyau ; tantôt ils se ramifient en s'allongeant et donnant plusieurs mycéliums. En même temps les noyaux se groupent deux par deux en présentant les caractères de dikaryons qui émigrent, plus tard, dans chacune des ramifications du promycélium. Cette sorte de mycélium à cellules binucléées peut être considérée cytologiquement comme analogue à celui qui provient de la germination des anastomosées sporidies.

Par mitose conjuguée le mycélium à cellules binucléées s'allonge et se ramifie abondamment. Après quarante à cinquante jours de culture faite à 5-10° C., ou après trois semaines en cul-

tures faites à 17°-20° C, on voit se produire dans le mycelium des renflements arrondis ou oblongs, à deux noyaux et à protoplasme fortement vacuolisé ; ces éléments restent réunis au mycélium ou s'en détachent : ce sont des débuts de formation des chlamydospores (Pl. XXI : 17, 18, 19, 20 ; et Pl. XXIV : 8). Dans ces dernières les deux noyaux de sexe différent se fusionnent ultérieurement au moment de l'épaississement de la membrane de la spore. C'est ce qu'on interprète actuellement comme la deuxième phase d'un acte sexuel (caryogamie).

XVII. — *Vacuoles, Corpuscules méthachromatiques et Chondriome.*

Dans les cellules des Ustilaginées, on peut mettre facilement en évidence, surtout au moment de la germination, des vacuoles et des corpuscules métachromatiques par le moyen des colorations vitales. Quand on observe les jeunes filaments dans une solution très diluée de rouge neutre, on aperçoit, dans les extrémités de ceux-ci, un cytoplasme très dense qui renferme toujours un grand nombre de petits corpuscules prenant très facilement une teinte rouge vif (*fig. 52 : 9*). Un peu au-dessous de cette région, on distingue nettement autour des corpuscules une zone hyaline dans laquelle ceux-ci se montrent animés de mouvements browniens (*fig. 52 : 12*). Un peu plus tard, les petites vacuoles restées encore incolores, se rapprochent les unes aux autres et se fusionnent pour constituer de grosses vacuoles dans lesquelles se trouvent souvent plusieurs corpuscules. Ceux-ci se fusionnent alors et finissent par s'accoler sur les bords de la vacuole en formant peu à peu des croissants qui se dissolvent complètement plus tard dans les vacuoles, tandis que le suc vacuolaire prend une teinte rouge diffuse et finit par se colorer uniformément en rouge (*fig. 52 : 10 et 8*). En même temps, on voit que, à la partie inférieure du filament, des grosses vacuoles homogènes se colorent, au contraire, en rouge très pâle (*fig. 52 : 13*). Celles-ci se fusionnent et se gonflent, pendant la croissance de l'extrémité du mycélium, en formant un long canal vacuolaire qui occupe toute la largeur du filament (*fig. 52 : 14*).

Si l'on examine les jeunes filaments ou les jeunes sporidies dans une solution très diluée de bleu de Crésyl, on voit que les corpuscules qui se coloraient en rouge vif, dans le rouge neutre,

prennent facilement une teinte rouge-violet, tandis que les vacuoles ne se colorent pas (*fig. 52 : 7*). Ceux-ci sont animés également, dans les vacuoles, de mouvements browniens. Après fixation dans l'alcool à 95°, les colorations à l'hématoxyline de DELAFIELD mettent facilement en évidence ces corpuscules qui se colorent en rouge.

De toute façon, nous pouvons constater, d'après nos observations, que les granulations localisées dans les vacuoles et animées de mouvements browniens, présentent tout à fait les caractères des corpuscules métachromatiques, ce qui confirme les observations antérieures de R. Maire et de Guilliermond.

Après fixation par la méthode de MÉVÈS, nous avons pu mettre en évidence les chondriosomes par les colorations doubles au moyen

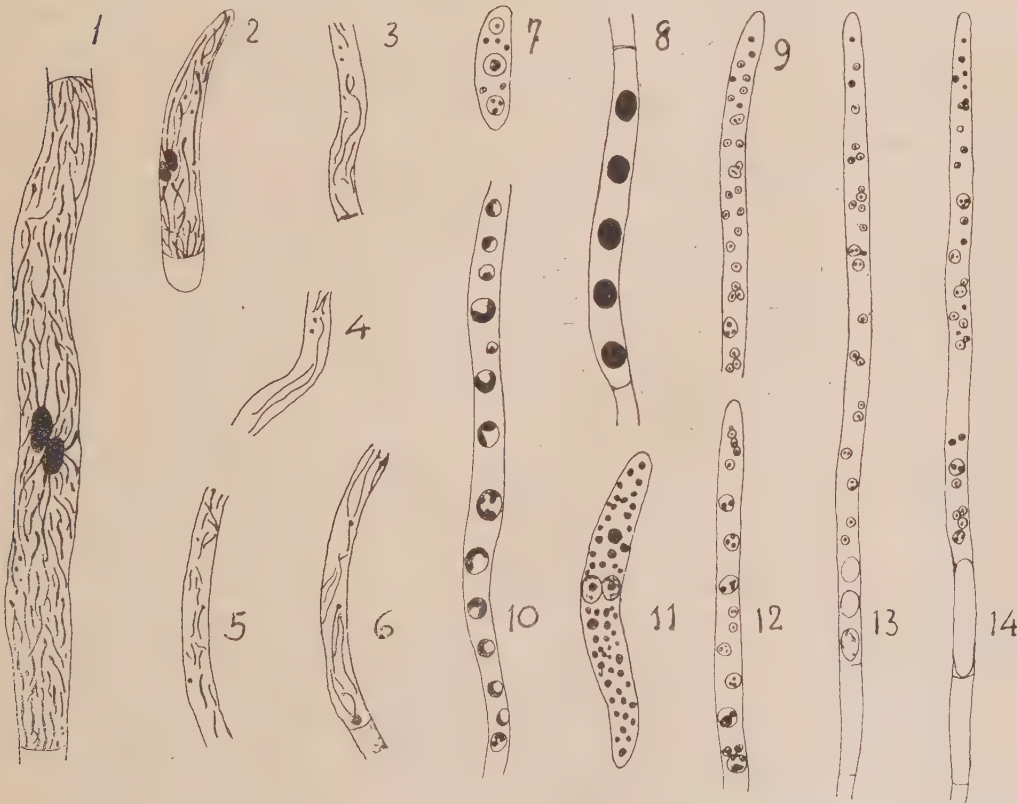


Fig. 52. Vacuoles, chondriome et corpuscules métachromatiques chez les Ustilaginées (explication dans le texte).

de fuchsine anilinée et vert lumière, qui colorent le cytoplasme en vert, le noyau et les chondriosomes en rouge. Dans nos champignons (*T. tritici*, *Ust. nuda*, *Sph. Lioui*, etc...), le chondriome est représenté généralement par de longs chondriocontes onduleux, parfois ramifiés, disposés presque toujours dans le sens de la longueur du filament (*fig.* 52 : 1, 2, 3, 4, 5, 6). Nous n'avons pas pu suivre toute l'évolution de ces éléments, mais nous voyons que ceux-ci se montrent, au moment de la sporulation, beaucoup plus nombreux surtout dans les cellules du mycélium qui sont destinées à la formation des spores (*fig.* 52 : 1).

CONSIDÉRATIONS ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous résumerons dans ce dernier chapitre les principales observations que nous avons faites au cours de la présente étude. Nous donnerons brièvement, à côté des opinions souvent divergentes des auteurs, nos conclusions personnelles sur certains problèmes encore confus que posent les Ustilaginées.

I. — ORNEMENTATION DES SPORES

Chez les Ustilaginées comme chez de nombreux représentants de tous les groupes de champignons, les spores offrent une membrane hétérogène, relativement complexe, dont l'étude a été précisée par divers auteurs récents, surtout chez les Discomycètes (MALENÇON 1929), les Agaricacés et Polyporés (R. HEIM, HUMPHREY, G. MALENÇON, etc.). Nous adopterons ici les termes proposés par MALENÇON et par HEIM pour désigner les divers téguments qu'ils ont définis dans leurs récentes études. Nous avons pu délimiter, par examen anatomique, cinq types d'ornementation différents, reliés par des intermédiaires.

1. *Le type ponctué.* — La périspore est lisse et l'épispore est légèrement ponctuée (*Sph. exserta*, *Sph. sorghi*...).

2. *Le type verruqueux.* — La périspore est souvent fugace et l'épispore porte des petites verrues saillantes très visibles (*U. avenæ*, *U. tritici*...).

3. *Le type échinulé.* — La périspore est toujours fugace et l'épispore porte des aiguillons saillants, spinuleux et atteignant une certaine longueur (*U. echinata*, *U. oxalidis*...).

4. *Le type caténulé.* — La périspore est souvent fugace et l'épispore porte des verrues ou des lignes saillantes de diverses formes (*U. marina*).

5. *Le type réticulé.* — La périspore est fugace ou durable et l'épispore porte une ornementation alvéolée avec des ailes saillantes. (*U. reticulata*, *T. triciti*...).

6. *Le type rugueux.* — La membrane sporale n'est pas lisse, mais ne présente non plus une ornementation régulière. Elle montre alors un aspect rugueux-écailleux qui ne peut être rattaché à aucun cas des types précédents (*Cintractia subinclusa*).

II. — NOUVELLES ESPÈCES DÉCRITES

Parmi les espèces d'Ustilaginées de Chine que nous ayons étudiées ici du point de vue systématique, figurent quatre espèces, une variété et une combinaison nouvelles : *Ustilago Bungeana* (sur *Polygonum Bungeanum*), *Sphacelotheca Lioui* (sur *Panicum miliaceum*), *Sphacelotheca Miscanthi* (sur *Miscanthus anomale*), *Cintractia chinensis* (sur *Kobresia scirpina*), *Ustilago spermophora* var. *orientalis* (sur *Eragrostis cilianensis*), et *Sphacelotheca exserta* (McAlp.) YEN.

III. — GERMINATION DES SPORES

Après PRÉVOST (1807) qui observait, pour la première fois, la germination des spores des *Tilletia tritici* et *Ustilago segetum*, TULASNE (1847, 1854), DE BARY (1853), KÜHN (1858), FISCHER de WALDHEIM (1867) et plus particulièrement BREFELD (1883, 1889, 1895), ont étudié, d'une manière précise et détaillée, les divers stades germinatifs de plusieurs espèces. D'ailleurs les spores d'Ustilaginées germent, en général, facilement sur l'eau ou sur des milieux nutritifs en donnant un promycélium plus ou moins long, qui, soit se divise transversalement en trois ou quatre cellules sur lesquelles se forment des sporidies (*Ustilagineæ*), soit émet directement, en son sommet, des sporidies qui s'anastomosent souvent deux à deux (*Tilletiaceæ*). Les sporidies, placées sur milieux nutritifs, peuvent germer en donnant des mycéliums minces, cloisonnés et ramifiés.

Nous avons pu faire germer, sur divers milieux, des spores de dix-sept espèces provenant de Chine. Les températures optima et maxima pour la germination et les vitesses germinatives varient notablement suivant les espèces et la composition du milieu.

D'après nos essais, faits à la température du laboratoire ou dans une étuve à gaz, les températures optima et maxima de germination sporale relative à différentes espèces d'*Ustilago* sont généralement 15°-25° et 30°-35° C., tandis que pour des *Sphacelotheca*, celles-ci sont plus élevées : 15°-35° (opt.) et 40°-41° C. (max.). Par contre, chez *Tilletia tritici*, elles sont, au contraire, beaucoup plus basses : 1-5° (min.), 15-25° (opt.), et 28-30° C. (max.).

A la même température (optima), les différentes espèces d'Ustilaginées montrent des vitesses germinatives diverses selon les conditions du milieu. Chez *U. tritici*, *U. hordei*, *U. nuda*, *U. levis*, *U. avenae* et *U. violacea*, les spores germent, en général, sur des solutions nutritives (moût de bière dilué, jus de carotte...), en cinq à huit heures et en douze à quatorze heures sur l'eau stérile. Les vitesses germinatives des autres espèces sont encore très variées : *U. cramei* en seize heures sur solution nutritive et en vingt-quatre heures dans l'eau ; *U. cynodontis* et *U. zeæ* en douze heures sur des milieux nutritifs divers ; *U. esculenta* en vingt-quatre à quarante heures sur des solutions nutritives ; *U. Bungeana* en deux ou trois jours dans l'eau ; *Sph. cruenta*, *Sph. Lioui*, *Sph. Reiliana* et *Sph. sorghi* en quatorze à dix-sept heures, tandis que chez *T. tritici* et *T. levis* les spores germent, dans l'eau comme sur milieux nutritifs, en trois à quatre jours. De toute façon, on voit nettement que les spores d'Ustilaginées commencent à germer beaucoup plus rapidement sur des milieux nutritifs que dans l'eau, et même, à partir des *U. zeæ* et *U. cynodontis*, nous n'avons pu obtenir la germination sur l'eau.

En résumant les résultats des essais de germination des spores des divers auteurs précédents, Mc ALPINE (1910) a montré qu'il y a, chez les Ustilaginées, cinq modes germinatifs. Malheureusement l'auteur a choisi l'*U. avenae* pour représenter un type germinatif très important, dans lequel le promycélium, septé en quatre sections, donne régulièrement quatre sporidies. Or, cet *Ustilago* peut présenter plusieurs types de germination selon les conditions du milieu,

D'après nos essais de culture, nous voyons que les spores des Ustilaginees de Chine offrent des caractères germinatifs très compliqués et que nous pouvons les délimiter selon les huit modes suivants :

1° *Le type d'Ustilago zeæ.* — Chez *U. zeæ*, les spores donnent un promycélium cloisonné transversalement en quatre cellules sur lesquelles se forment quatre sporidies qui germent souvent isolément et, le plus souvent, se multiplient à la façon des levures par bourgeonnement (sur des milieux nutritifs). Dans ce type, on ne voit jamais de copulations s'effectuant entre les sporidies ou les cellules du promycélium.

2° *Le type d'U. cynodontis.* — Chez *U. cynodontis* et *Sph. Reiliana*, les spores en germant émettent un ou deux, parfois trois promycéliums qui se cloisonnent en deux ou trois cellules sur lesquelles se produisent des sporidies. Celles-ci ne s'anastomosent jamais par paires, mais se multiplient, sur milieu nutritif, par bourgeonnement. MacALPINE considérait que les spores de cet *Ustilago* se divisent, d'abord, par une cloison, en deux sections dont chacune produit un promycélium. Nous n'avons jamais observé la cloison qui sépare la spore en deux parties, et nous avons trouvé, d'autre part, plusieurs espèces (*U. avenæ*, *U. tritici*, *U. nuda*...) qui peuvent germer également selon ce mode lorsqu'on les sème sur milieu nutritif à température élevée (35° C. environ).

3° *Le type d'U. violacea.* — Dans les *U. violacea* et *U. Bungeana*, les spores émettent un promycélium septé en quatre cellules qui produisent également des sporidies. Mais entre celles-ci se forment toujours des copulations qui permettent de distinguer ce type germinatif de celui d'*U. zeæ*.

4° *Le type d'U. nuda.* — Chez *U. nuda* et *U. craméri*, le promycélium se cloisonne en trois ou quatre cellules qui ne donnent jamais de sporidies, mais copulent constamment, sur l'eau comme sur des milieux nutritifs, deux à deux en donnant naissance à un mycélium long et mince. D'autre part, la germination d'*U. tritici* ne produit non plus des sporidies proprement dites, mais les spores peuvent germer soit en suivant ce mode, soit selon la manière mycélienne que nous définirons plus loin.

5° *Le type d'U. hordei.* — Chez *U. hordei* et d'autres espèces (*U. avenæ*, *U. levis*, *Sph. cruenta*, *Sph. Lioui*, *Sph. sorghi*), le promycélium se divise en quatre cellules qui ou bien s'anastomosent deux à deux (mode germinatif d'*U. nuda*), ou bien produisent des sporidies qui copulent, plus tard, par paires (mode germinatif d'*U. violacea*), quelquefois elles émettent directement, sur milieu défavorable, des mycéliums latéraux (mode mycélium). C'est donc là un mode germinatif relativement complexe.

6° *Le type d'U. esculenta.* — L'étude de la germination des spores d'*U. esculenta* nous a permis de découvrir (1934) un nouveau mode germinatif : une spore germe et donne d'abord un court « promycélium-basidifère » sur lequel on trouve, suivant le milieu, tantôt un « promycélium-conidifère » qui se sépare bientôt du stérigmate (dans l'eau stérilisée), tantôt trois ou quatre promycéliums-conidifères qui restent attachés ensemble au sommet du court promycélium-basidifère (dans les solutions nutritives) ; ceux-ci produisent, à leur tour, soit des sporidies allongées, soit des promycéliums-conidifères secondaires qui ont la propriété d'émettre des sporidies de forme normale. Enfin, celles-ci se multiplient, par bourgeonnement, à la façon des levures.

7° *Le type de Tilletia tritici.* — Dans les *Tilletia tritici* et *T. levis*, la spore germe en émettant un promycélium, dépourvu de cloison, au sommet duquel se forment huit à seize sporidies qui, avant même de se détacher, copulent régulièrement deux à deux, surtout dans les milieux nutritifs. Puis les sporidies anastomosées émettent ou bien des sporidies secondaires en forme de croissant, ou bien des mycéliums longs et minces.

8° *Le type mycélien.* — On sait que, dans plusieurs espèces d'Ustilaginées, les spores peuvent germer, suivant les conditions du milieu, selon différents types. Chez *T. tritici* par exemple, les spores qui tombent au fond du tube à essai contenant du milieu liquide, émettent un promycélium qui ne donne jamais de sporidies, mais se ramifie et s'allonge en vue de former des mycéliums longs et minces. Sur milieu défavorable (eau stérilisée, jus de mie très dilué), les spores de certaines espèces (*U. tritici*, *U. avenæ*), germent selon également le type mycélien : le promycélium peut

s'allonger directement en un long filament, ou bien se diviser en quatre cellules qui donnent, à leur tour, quatre mycéliums minces et longs.

IV. — MODES DE DÉVELOPPEMENT DU CHAMPIGNON EN CULTURE

Les diverses espèces d'Ustilaginées ne se développent pas de la même manière, sur les milieux artificiels solides, et offrent macroscopiquement des aspects différents de végétation qu'on peut considérer comme des caractères biologiquement très importants. Nous pouvons les répartir schématiquement selon six types différents :

1^o *Aspect lisse-gélatineux*. — La surface de la culture à marge lisse et régulière composée de la masse de sporidies qui se développent par bourgeonnement à la surface du milieu, est toujours lisse, brillante, et d'un aspect gélatineux (*U. Bungeana*, *U. violacea*).

2^o *Aspect granuleux*. — La culture à marge irrégulière et composée par des mycéliums, offre une surface à aspect uniquement granuleux. Les mycéliums peuvent se développer à l'intérieur du milieu (*U. esculenta*, *U. zeæ*).

3^o *Aspect méruloïde*. — La culture à marge plus ou moins irrégulière, montre à la surface un aspect typiquement méruloïde. Elle est composée par des mycéliums minces et ramifiés qui se développent toujours superficiellement (*U. nuda*, *Sph. Lioui*, *Sph. Reiliana*).

4^o *Aspect strié-radié*. — La culture à marge lisse et unie, produit, à la surface, des plis rayonnants. Elle est composée par les mycéliums minces et ramifiés qui ne pénètrent jamais à l'intérieur du milieu (*U. hordei*).

5^o *Aspect spongieux*. — La culture ayant une marge finement striée à aspect velouté, offre une surface uniquement spongieuse, par suite de la tendance des mycéliums non pas à pénétrer à l'intérieur du milieu, mais à s'allonger vers le haut (*U. cynodontis*).

6^o *Aspect farineux*. — La culture a une marge irrégulière et farineuse : en effet, la surface de celle-ci montre une couche plus ou moins épaisse de poussière blanche formée des sporidies pros

duites en aérobiose. La face inférieure de la culture est composée des mycéliums ramifiés qui peuvent se développer à l'intérieur du milieu (*T. tritici*).

V. — SPORULATION EN CULTURE

La formation des spores des Ustilaginées en culture artificielle a été obtenue, pour la première fois, par BREFELD (1883) chez *Tilletia tritici*. Puis elle a été signalée par FLEROW (1919) chez *Ust. hordei*; par KNIEP (1921) chez *Uro. anemones*; par SARTORIS (1924) chez *Ust. hordei* et *U. tritici*; par SCHAFFNIT (1926) et par RUMP (1926) chez *Ust. hordei*; et par Mademoiselle WANG (1934) chez *Ust. avenæ*, *U. levis*, *U. nuda*, et *U. hordei*. Dans nos cultures, huit espèces nous ont donné des sporulations : ce sont *Ustilago cynodontis*, *U. esculenta*, *U. hordei*, *U. nuda*, *U. zeæ*, *Sphacelotheca Lioui*, *Sph. Reiliana* et *Tilletia tritici*. En général, la formation des spores peut commencer, dans les milieux artificiels solides, au bout de deux à six semaines suivant les espèces. D'ordinaire, les cellules du mycélium sporogène se raccourcissent et se gonflent en organes ovoïdes ou arrondis dans lesquels nous avons observé toujours deux noyaux qui se fusionnent pendant que la membrane de la spore s'épaissit (*Ust. hordei*, *U. nuda*, *Sph. Lioui*, et *Till. tritici*). Les spores obtenues dans nos cultures ont généralement une membrane double, lisse, non ornementée, à teinte bien moins foncée que celle des spores formées dans la nature. Elles donnent, au moment de la germination, seulement des promycéliums longs et ramifiés, mais pas de sporidies proprement dites.

D'autre part, on voit que, morphologiquement, les spores se forment en culture, le plus souvent, au sommet ou à un endroit quelconque de la cellule sporogène (*Ustilago cynodontis*, *U. hordei*, *U. nuda*, *U. zeæ*, et *Tilletia tritici*). Mais quelquefois, elles peuvent se disposer en longues chaînes (*Ustilago esculenta*, *Sphacelotheca Reiliana*).

VI. — PHÉNOMÈNES CYTOLOGIQUES LIÉS A LA SEXUALITÉ

Le problème de la sexualité des Ustilaginées reste encore bien discuté. DANGEARD (1893) trouvait que la fusion nucléaire qui a

lieu dans les jeunes spores, représente une véritable fécondation, tandis que les anastomoses qui s'effectuent entre les sporidies ou les cellules du promycélium, n'ont, pour cet auteur, aucune signification relative à la sexualité. Puis GUILLIERMOND (1910) émit l'hypothèse que les anastomoses des sporidies sont accompagnées d'une fusion des protoplasmes (plasmogamie) dont les deux noyaux des cellules anastomosées se rapprochent, sans se confondre, et constituent un dikaryon jusqu'à la formation des chlamydo-spores dans lesquelles s'opère la fusion nucléaire (caryogamie). Cette hypothèse s'est trouvée confirmée cytologiquement par plusieurs auteurs (LUTMAN, 1910; RAWITSCHER, 1912, 1914; PARAVICINI, 1917, etc.)

Après la découverte de l'hétérothallisme chez *Ust. violacea* par KNIEP (1921), le même phénomène a été signalé successivement chez *Ust. longissima* par BAUCHE (1923), chez *U. zeæ* et *Sph. Reiliana* par HANNA (1929) et chez *Till. tritici* par FLOR (1931 et 1932) et BECKER (1936). Mais la question se complique encore par suite des recherches cytologiques de Mademoiselle WANG (1934) qui étudiant plusieurs espèces d'Ustilaginées, a été amenée à refuser toute signification sexuelle aux anastomoses qui s'opèrent entre les sporidies et les cellules du promycélium. D'ailleurs les données cytologiques sont encore assez obscures sur ces Champignons où les stades de la division nucléaire sont très difficiles à interpréter en raison de l'extrême petitesse des noyaux. Nous avons repris cette étude au point de vue cytologique sur dix espèces d'Ustilaginées qui nous permirent de suivre tout le cycle d'évolution nucléaire :

1^o *Division nucléaire*. — Nous avons constaté, contrairement à l'opinion des auteurs, que la première division nucléaire du noyau diploïde a lieu, le plus souvent, non à l'intérieur de la spore, mais dans le promycélium dans lequel il s'engage, en montrant quatre chromosomes à la métaphase de la mitose hétérotypique chez *Tilletia tritici* et deux chromosomes dans les *Ustilago* (*U. tritici*, *U. nuda*, *U. levis* et *U. avenæ*). Celle-ci est toujours accompagnée d'un fuseau achromatique se terminant à ses deux extrémités par un petit centrosome. Dans les *Tilletia* et *Ustilago*, la deuxième mitose présente généralement deux chromosomes. KNIEP et RAWITSCHER ont signalé que ces divisions accompagnées d'une

réduction numérique de chromosomes, sont corrélatives de la séparation des sexes.

2° *Anastomoses et passage du noyau.* — Dans les Ustilaginées, les anastomoses qui s'opèrent entre les sporidies ont été considérées, pour la première fois, par DE BARY (1853) comme un phénomène sexuel. Puis cette hypothèse s'est trouvée confirmée cytologiquement par plusieurs auteurs (LUTEMAN, RAWITSCHER, PARAVICINI, KNIER,...). D'autre part DANGEARD, HARPER et tout récemment Mademoiselle WANG ont refusé, également par l'étude cytologique, toute signification aux anastomoses. On voit donc que ce point essentiellement important reste encore bien discuté.

Nos observations montrent que, dans les *Ust. avenæ*, *U. levis*, *U. crameri*, *U. hordei*, *U. nuda*, *U. tritici*, *Sph. cruenta*, *Sph. Lioui* et *Sph. sorghi*, les anastomoses peuvent se produire entre les cellules du promycélium. D'autre part, celles-ci s'opèrent également entre deux sporidies chez les *Ust. Bungeana*, *U. violacea*, *U. hordei*, *Sph. cruenta*, *Sph. Lioui*, *Tilletia tritici* et *T. levis*. Grâce à cette action d'anastomose, nous avons pu confirmer que, par l'étude cytologique, le noyau de l'une des cellules (ou sporidies) anastomosées s'introduit dans l'autre en vue de constituer une cellule à deux noyaux (dikaryon). Sur celle-ci se produit un filament binucléé, qui devient le point de départ d'un mycélium à cellules également binucléées. Mais nous n'avons jamais observé que les copulations des sporidies soient accompagnées d'une fusion nucléaire ainsi que FEDERLEY (*Ust. Tragopogi-pratensis*) et DASTUR (*Till. tritici*) l'ont affirmé.

3° *Mitose conjugée et anses.* — Nous avons montré (1936), pour la première fois, chez *Tilletia tritici*, puis dans d'autres espèces (*Ust. levis*, *U. tritici*, *Sph. cruenta*, *Sph. Lioui*, etc...), l'existence de mitose conjugée. Celle-ci, qui se manifeste par deux haltères effilées parallèles, se produit le plus souvent dans une partie quelconque de la cellule, souvent à la base d'une ramification. Quoique nous n'ayons jamais pu observer les anses typiques décrits par SEYFERT (1927) dans plusieurs espèces d'Ustilaginées, nous avons observé dans *Ustilago hordei* que, pendant la croissance du mycélium binucléé issu de la germination des cellules (ou sporidies) anastomosées, il se produit des anses assez typiques en

forme de boucle, qui offrent une grande analogie avec ceux des anastomoses ordinaires.

4° *Combinaison des noyaux*. — DICKINSON, (1927) a observé, chez *Ust. levis* et *U. hordei*, qu'après la fusion d'hyphes uninuclées, il se produit dans un filament un dikaryon. Après la division de celui-ci, se forment quatre noyaux, qui se séparent suivant les sexes différents en trois groupes, occupent un mycélium à trois cellules selon le mode : A, AB, B. Ce genre de combinaison des noyaux a été aussi observé par nous dans plusieurs espèces (*Ust. avenæ*, *U. hordei*, *U. nuda*, *U. tritici*, *Sphacelotheca Lioui*, etc...), mais il y a lieu non seulement après la fusion des hyphes, mais aussi déjà au moment où se forment des anastomoses entre des cellules du promycélium (*Ust. nuda*) et pendant toute la durée de croissance des mycéliums.

5° *Résumé*. — Ayant étudié, dans plusieurs espèces d'Ustilaginées (*Ust. hordei*, *U. nuda*, *Sph. Lioui* et *Till. tritici*), le cycle évolutif du champignon, nous croyons pouvoir confirmer que, le noyau diploïde s'introduit, au moment de la germination des spores, dans le promycélium où il subit deux divisions successives dont la première aboutit à une réduction chromatique. Puis quatre noyaux se forment et le promycélium se divise en quatre cellules dont chacune reçoit un noyau (*Ustilago* et *Sphacelotheca*). Celles-ci peuvent émettre des sporidies également uninuclées, tandis que chez les *Tilletia* ces dernières se produisent au sommet du promycélium dépourvu de cloison. De toute façon, les anastomoses qui s'effectuent entre les sporidies et les cellules du promycélium, sont toujours accompagnées d'un passage de noyau et de protoplasme en vue de constituer une cellule à deux noyaux (dikaryon) qui équivaut à un œuf : c'est la première phase de l'acte sexuel (plasmogamie). Après la germination de l'œuf, le mycélium binuclée prend naissance et donne indéfiniment, par mitose conjuguée ou par combinaison des noyaux, des filaments à cellules binuclées aux dépens desquelles se forment les spores charbonneuses dans lesquelles se produit la fusion des deux noyaux d'un dikaryon : c'est la deuxième phase de l'acte sexuel (caryogamie). Pour certaines espèces (*Ust. zeæ*, *Doassansia Sagittariæ*) qui ne produisent pas d'anastomoses au moment de la germination des spores, la phase diploïde (ou le sporophyte) devient, comme l'a montré

RAWITSCHER (1912, 1922), beaucoup plus courte et la copulation a lieu entre deux cellules uninucléées qui se rejoignent par paires, peu avant la formation de spores charbonneuses. De toute façon, cette conception selon laquelle l'évolution nucléaire des Ustilaginées est tout à fait comparable à celle des Urédinées et Exoascées, se trouve confirmée, d'une part par l'étude cytologique, d'autre part par la découverte de l'hétérothallisme chez ces Champignons (KNIEP), et surtout par ce double fait que, avec les espèces du premier type, il est impossible d'obtenir l'infection d'une plante à partir d'une culture provenant d'une seule sorte de sporidies (KNIEP, HOLTON, FLOR, etc...), et que, dans les espèces du deuxième type, la culture monosporidiale peut parasiter une plante, mais ne produit jamais de spores charbonneuses (HANNA).

EXPLICATION DES PLANCHES

Pl. VIII. *Ustilago cynodontis* :

1, 2, 3, 7, 16 : Spore donnant un promycélium et des sporidies ; — 4, 5, 6, 8, 13, 14 : Une spore donnant deux promycéliums et des sporidies ; — 9, 10, 11, 12 : Sporidies se multipliant par bourgeonnement ; — 15, 17 : Germination des sporidies ; — 19, 20, 21, 22, 23, 25, 26 : Sporulation en culture ; — 24 : Sporulation observée au microscope avec objectif à grossissement faible.

Pl. IX. *Ustilago levis* :

1 : Noyau diploïde s'introduisant dans le promycélium ; — 2, 3, 4 : Première mitose ; — 6, 7, 9 : Deuxième mitose ; — 5, 8, 12 : Deux noyaux se formant dans le promycélium ; — 10, 11, 13, 14, 15, 16 : Anastomoses se formant entre les cellules du promycélium et passage du noyau ; — 17 : Filament se produisant après la formation de dikaryon ; — 18, 19 : Filament binuclée et mitose conjuguée.

Pl. X. *Ustilago hordei* (germination des spores) : 1-8, sur l'eau stérilisé ; — 9-13, sur liquide de Czapek et moût de bière dilué ; — 14-17, sur liquide de Sabouraud.

1 ; — Jeune promycélium dépourvu de cloison ; — 2, 3, 6, 7, 12, 13 : Anastomoses se formant entre les cellules du promycélium ; — 4, 8 : Une spore donnant plusieurs promycéliums ; — 5 : Mycélium mince et ramifié ; 9, 10, 14 : Promycélium se divisant en 4 cellules et portant 4 sporidies ; — 11, 15 : Germination des sporidies ; — 16, 17 : Anastomoses se produisant entre les sporidies.

Pl. XI. *Ustilago hordei* (cytologie) : Fixation dans liquide de Flemming faible et coloration à l'hématoxyline ferrique.

1 : Noyau repos dans la spore ; — 2, 3, 4 : Noyau diploïde passant dans le promycélium ; — 5, 6, 7 : Première division nucléaire dans le promycélium ; — 8, 9 : Deux noyaux se formant après la première mitose ; — 10 : Deuxième division nucléaire ; — II : Promycélium se divisant en 4 cellules uninuclées ; — 12, 13, 14 : Anastomoses se produisant entre les cellules du promycélium et passage du noyau ; — 15, 16, 17 : Sporidies proprement dites se formant ; — 18, 20, 15 : Filament binuclée se produisant ; — 19 : Une spore donnant deux promycélium ; — 21, 22 : Mitose conjuguée.

Pl. XII. *Ustilago hordei* (cytologie) : Fixation par mélange de Bouin et coloration à l'hématoxyline ferrique.

1 : Combinaison des noyaux ; — 2, 3, 7 : Cellules sporogènes ; — 4, 5, 6, 11, 12, 16 ; — Sporulation en culture et fusion nucléaire dans

la jeune spore ; — 8, 13 : Anses en forme de boucle se produisant dans les mycélium ; — 9, 10, 14, 17 : Combinaison des noyaux, fusion d'hyphes, formation de boucles d'anastomose et passage du noyau ; — 15 : Germination de la spore formée en culture.

Pl. XIII. *Ustilago crameri* : 1-13, coloration au bleu coton lactique sur les matériaux frais ; — 14-20 : Fixation au mélange de Flemming faible et coloration à l'hématoxyline ferrique.

1, 5 : Jeunes promycéliums ; — 2, 6, 7, 17 : Anastomoses se formant entre les cellules du promycélium ; — 3, 4, 18, 19 : Filament latéral se produisant après la formation d'anastomose ; — 8, 9, 10 : Cellules du promycélium anastomosées produisant des mycéliums ; — 11, 12 : Une spore produisant plusieurs promycéliums ; — 13 : Filament binucléé ; — 14 : Première division nucléaire dans le promycélium ; — 15, 16 : Promycélium se cloisonnant en 4 cellules uninucléées ; — 20 : Filament binucléé se formant dans une anastomose.

Pl. XIV. *Ustilago nuda* : 1-5 : Fixation dans formol et coloration à l'hématoxyline ferrique ; — 6-23 : Fixation dans le mélange de Bouin et coloration à l'hématoxyline ferrique.

1, 3, 5, 7 : Divers stades de la combinaison des noyaux ; — 2 : Anastomose et passage du noyau ; — 4 : Jeune promycélium se cloisonnant en 4 cellules uninucléées ; — 6, 8 : Noyau diploïde passant dans le promycélium ; — 9 : Cellule binucléée donnant le filament binucléé ; — 10 : Première division nucléaire dans le promycélium ; — 11, 12 : Commencement de sporulation ; — 13, 13 bis : Filament à cellules binucléées ; — 14, 15, 16, 17 : Différents stades de la combinaison des noyaux ; — 18, 19 : Fusion d'hyphes et migration du noyau ; — 20, 21, 22, 23 : Sporulation en culture et fusion nucléaire dans la jeune spore.

Pl. XV. *Ustilago tritici* : Fixation dans le mélange de Flemming faible et coloration à l'hématoxyline ferrique.

1 : Noyau diploïde s'introduisant dans le promycélium ; — 2, 3 : Métaphase de la première mitose ; — 4, 5 : Télaphase de la première mitose ; — 6, 7 : Deux noyaux se formant dans le promycélium ; — 8, 9, 10 : Promycélium se cloisonnant en 4 cellules uninucléées ; — 11, 12 : Anastomoses se produisant entre les cellules du promycélium ; — 13, 14 : 4 cellules du promycélium donnant 4 filaments uninucléés ; — 15, 16 : Mycélium à dikaryon ; — 17, 18, 20 : Mycélium à cellules binucléées ; — 19 : Combinaison des noyaux.

Pl. XVI. *Ustilago avenae* (cytologie) : Fixation au mélange de Flemming faible et coloration à l'hématoxyline ferrique.

1, 2 : Métaphase de la première mitose ; — 3, 4 : Anaphase de la première mitose ; — 5, 6 : Télaphase de la première mitose ; — 7 : Deux noyaux se formant après la première division nucléaire ; — 8, 9 : 4 noyaux se formant après la deuxième mitose ; — 10, 11, 14, 15, 16 : Anastomoses s'effectuant entre les cellules du promycélium et passage du noyau ; — 12, 13, 17 : Formation des filaments binucléés dans une anastomose ; — 18 : Anastomose se produisant entre deux cellules du promycélium d'origine différente ; — 19, 20 : Promycélium portant des sporidies ; — 21 : Multiplication des sporidies ; — 22, 23 : Filament à dikaryon ; — 24 : Combinaison des noyaux.

Pl. XVII. *Ustilago esculenta* (germination des pores : 1-7, 9, 11-13 (= $\times 1.200$) ; 8, 10, (= $\times 1.600$).

1-7 : Divers stades de la germination ; — 8 : Promycélium conidifère portant des promycélium-conidifères recondaires ; — 9 : Mycélium ramifié ; 10 : Une spore donnant deux groupes de promycéliums-conidifères ; — 11, 12 : Multiplication des sporidies ; — 13 : Germination sur l'eau.

Pl. XVIII : *Sphacelotheca Lioui* (cytologie) :

1-5 : Colorations postvitales au bleu de crésyl ;

6, 7, 17 : Fixation par mélange de Flemming faible et coloration à l'hématoxyline ferrique ;

8-16 et 18-27 : Fixation dans picroformol de Bouin et coloration à l'hématoxyline ferrique.

1, 2, 3 : Noyau diploïde passant dans le promycélium ; — 4, 5 : Promycélium se divisant en 4 cellules uninucléées ; — 6-14, 17, 18, 25 ; — Anastomoses se produisant entre les sporidies et les cellules du promycélium ; — 15 : Combinaison des noyaux ; — 16 : Mitose conjuguée ; — 23 : Filament à dikaryon ; — 21-24, 26, 27 : Sporulation.

Pl. XIX. *Sphacelotheca cruenta* (germination des spores) :

I : Anastomose se formant entre deux filaments d'origine différente ; — 2 : Anastomose s'effectuant entre une cellule du promycélium et un mycélium ordinaire ; — 3 : Une spore donnant deux promycéliums ; — 4 : Anastomose se produisant entre deux sporidies ; —

10-13 : Anastomoses se formant et portant des mycéliums minces ; — 14 : Chaque cellule du promycélium portant un filament ; —

15 : Mycélium se cloisonnant et produisant des sporidies ; — 16-17 : Sporidies se multipliant ; — 18 : Sporidies germant.

Pl. XX. *Sphacelotheca cruenta* (cytologie) :

1-6 : *Sphacelotheca cruenta* (cytologie) ;

7-19 : Fixation par mélange de Bouin et coloration à l'hématoxyline ferrique.

I : Noyau diploïde s'introduisant dans le promycélium ; — 2-4 : Promycélium se cloisonnant et portant des sporidies ; — 5 : Une spore donnant deux promycéliums ; — 6 : Sporidies se multipliant par bourgeonnement ; — 7-12, 15-19 : Anastomoses se produisant entre les sporidies et les cellules du promycélium ; — 13-14 : Mitose conjuguée et formation de mycélium à cellules binucléées.

Pl. XXI. *Tilletia tritici* (cytologie) : Fixation dans le mélange de Flemming faible et coloration à l'hématoxyline ferrique.

1, 2, 3 : Noyau diploïde se divisant dans la spore (cas anormal) ; —

4-6 : Première mitose s'opérant dans le promycélium (cas normal) ; — 7-13, 15 : Mitose conjuguée ; — 14-16 : Dikaryon ; — 17-20 : Sporulation.

Pl. XXII. *Tilletia tritici* (cytologie) : 1 : Fixation dans le mélange de Flemming faible et coloration à l'hématoxyline ; — 2-9 : Fixation dans le mélange de Bouin et coloration à l'hématoxyline ferrique.

1 : Sporidies se produisant au sommet d'un promycélium ; — 2, 4 : 8 à 16 noyaux se formant dans le promycélium ; — 3, 6, 7 : Deuxième division nucléaire ; — 5, 9 : Deux noyaux se formant après la première mitose ; 8 : 4 noyaux se formant après la deuxième mitose.

Pl. XXIII. *Tilletia tritici* (cytologie) : Fixation dans le mélange de Flemming faible et coloration à l'hématoxyline ferrique.

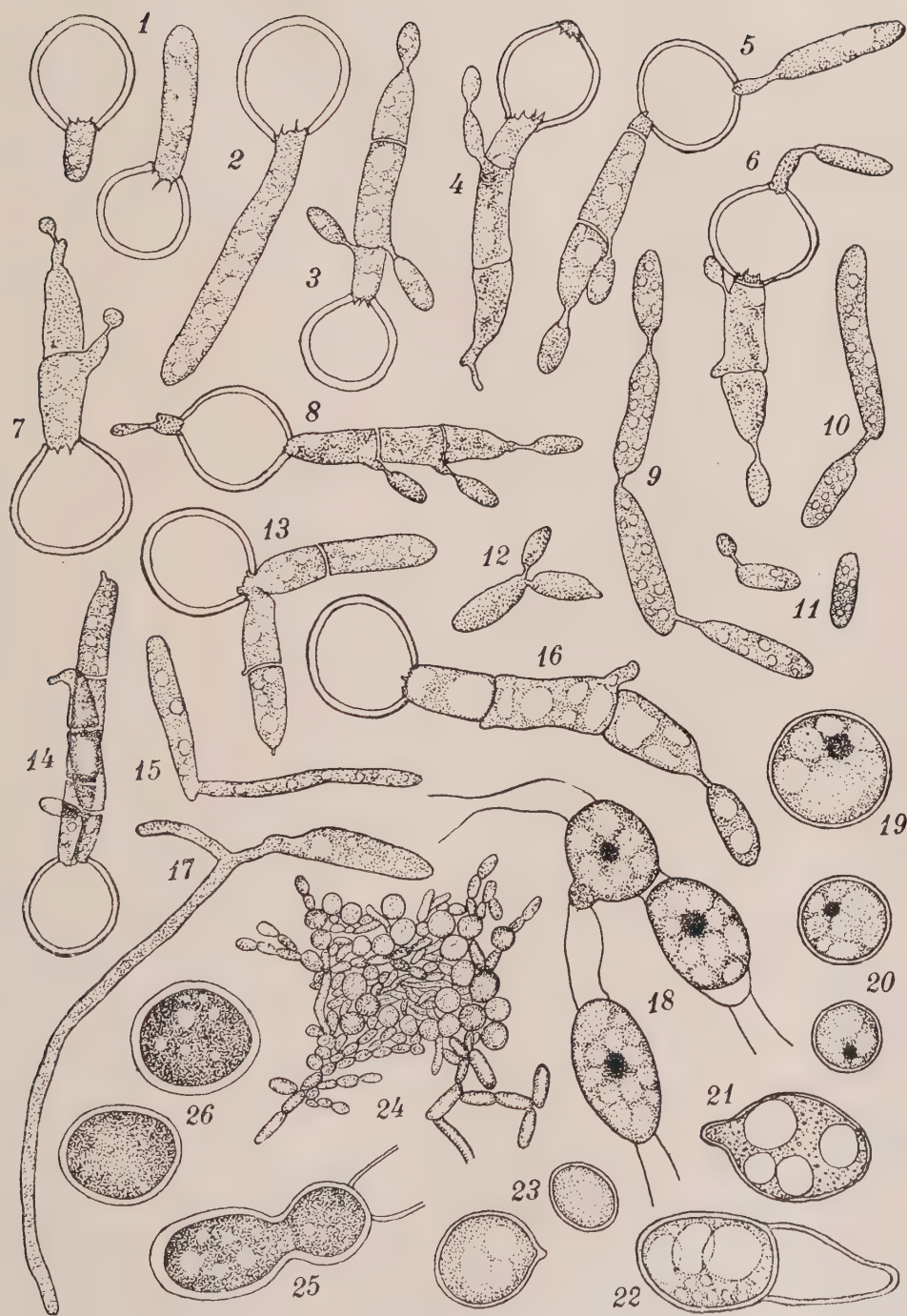
1-3, 8, 9 : Anastomose se formant entre les sporidies, passage du noyau et formation de dikaryon ; — 5 : Formation de sporidies secondaires ; — 6, 7 : Sporidies secondaires à dikaryon ; — 4, 10, 12, 13 : Germination des sporidies secondaires ; — 11 : Filament binucléé.

Pl. XXIV. Photographies microscopiques :

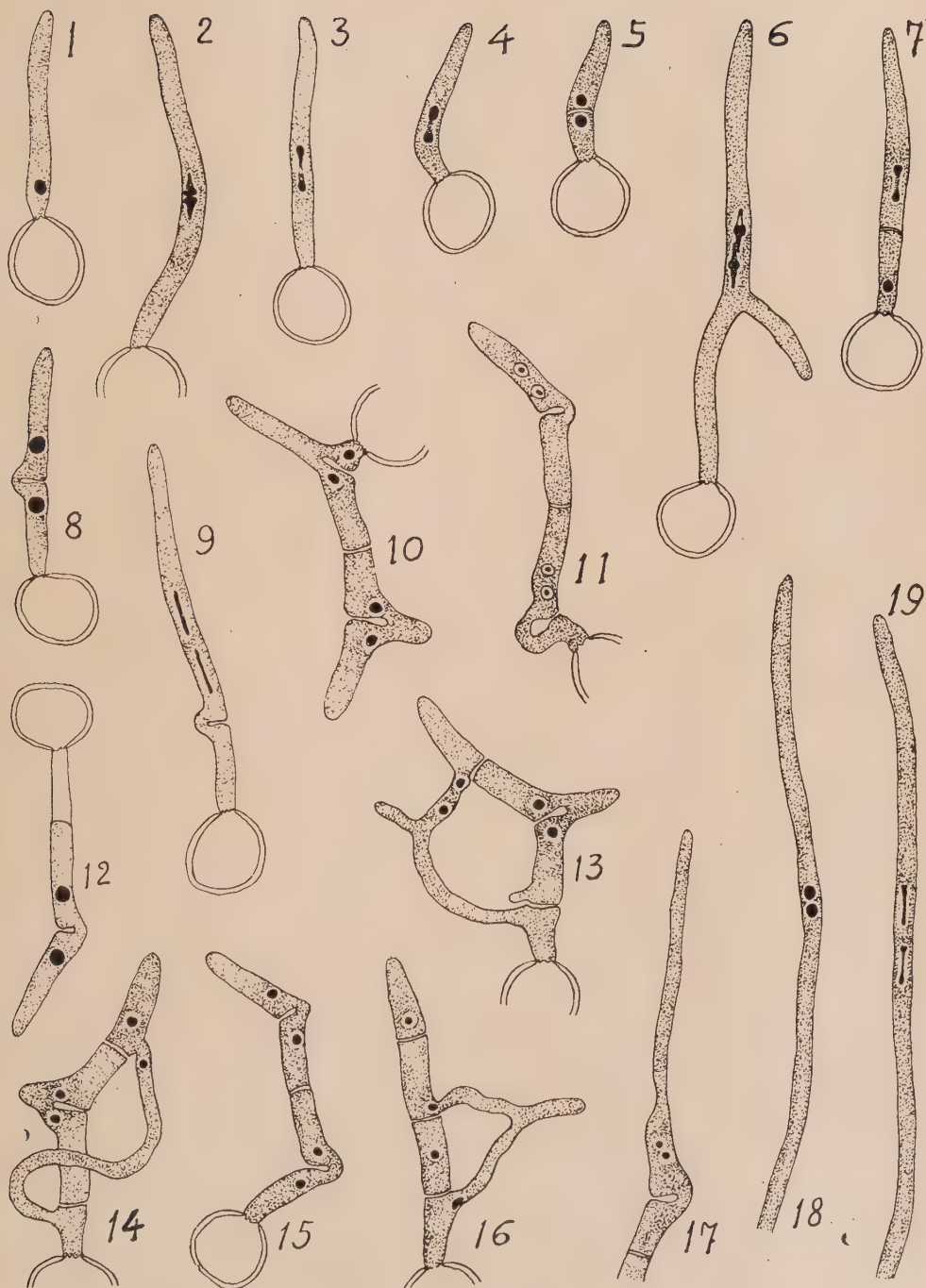
1, 2 : Première mitose dans le promycélium du *Tilletia tritici* ; — 3, 4 : Dikaryon du *T. tritici* ; — 5 : Dikaryon de l'*Ustilago hordei* ; — 6, 7 : Mitose conjuguée du *T. tritici* ; — 8 : Sporulation du *T. tritici* ; — 9 : Dikaryon de l'*Ustilago nuda* ; — 10 : Anses en forme de boucle chez *Ust. hordei* ; — II : Deuxième mitose dans le promycélium du *T. tritici*. — 12 : Commencement de sporulation chez *Ust. hordei*.

Pl. XXV. Photographies microscopiques :

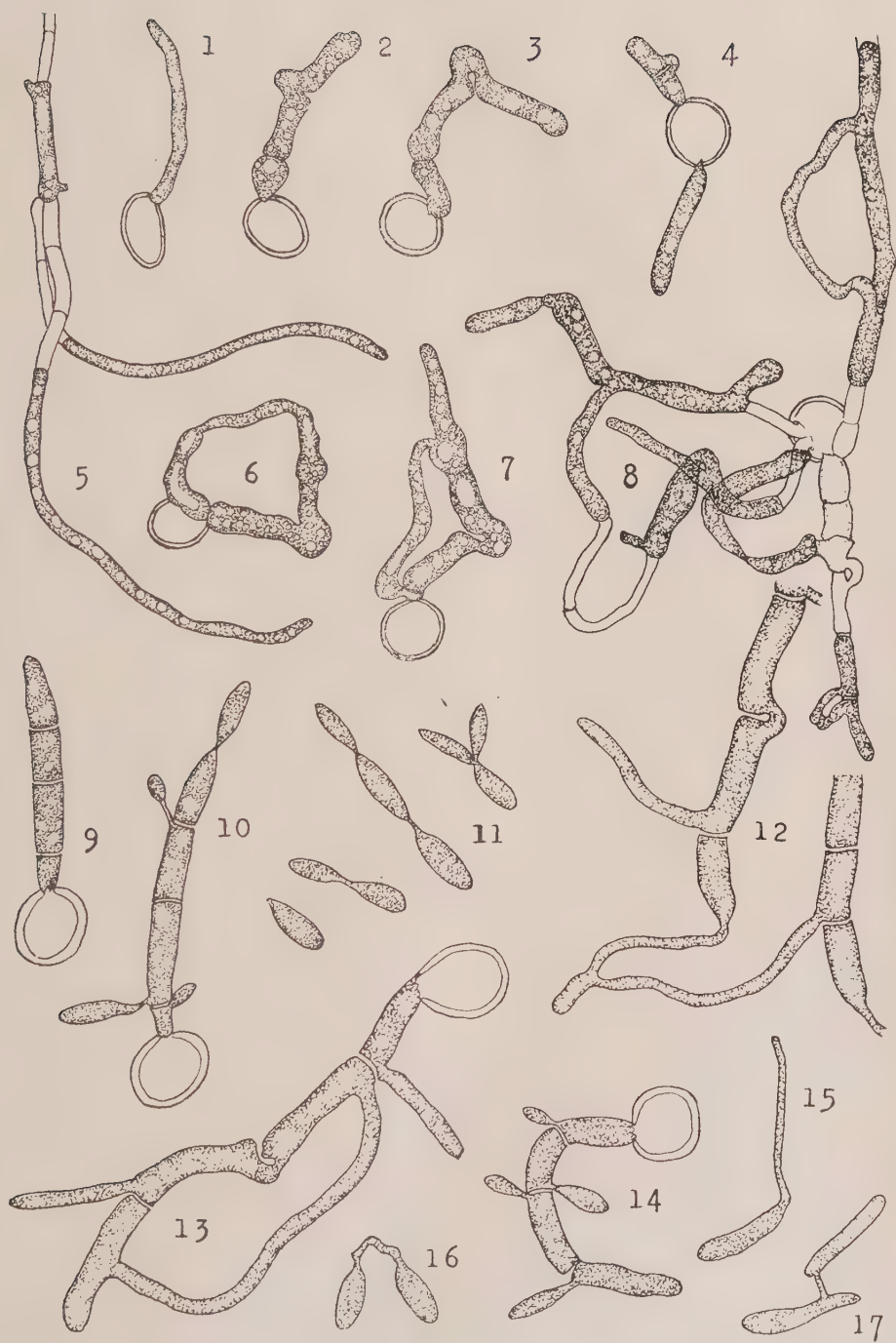
1 : Sporulation en culture de l'*Ustilago hordei* ; — 2 : Sporulation en culture de l'*Ust. esculenta* ; — 3 : Culture de l'*U. esculenta* ; — 4 : Sporulation en culture du *Tilletia tritici* ; — 5 : Colonie géante du *Sphacelotheca Reilliana* ; — Culture de l'*Ustilago violacea* ; — 7 : Colonie géante de l'*Ustilago hordei* ; — 8 : Culture de l'*U. hordei* sur milieu de moût de bière gélifié ; — 9 : Colonie géante de l'*Ustilago cynodontis*.



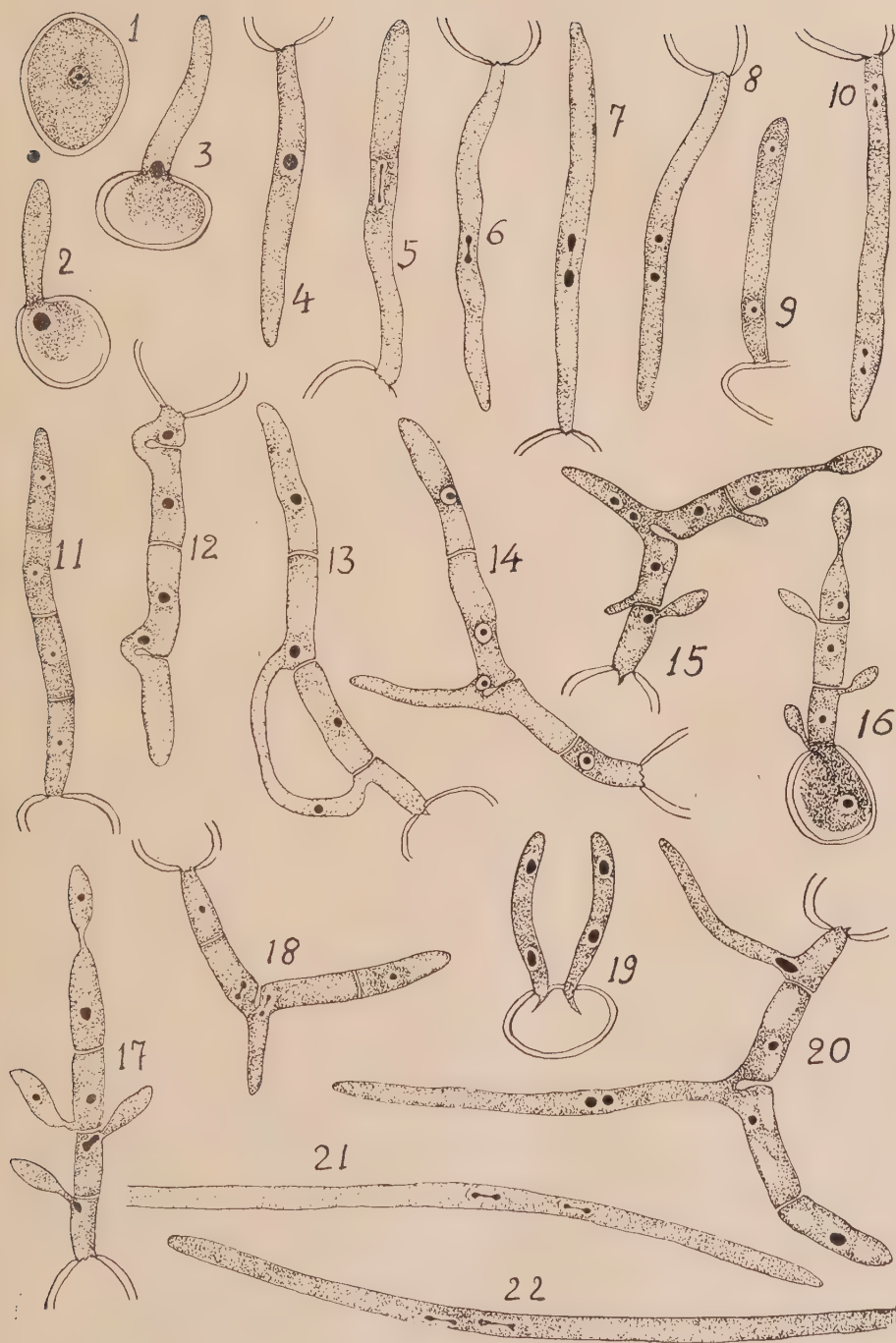
Ustilago cynodontis



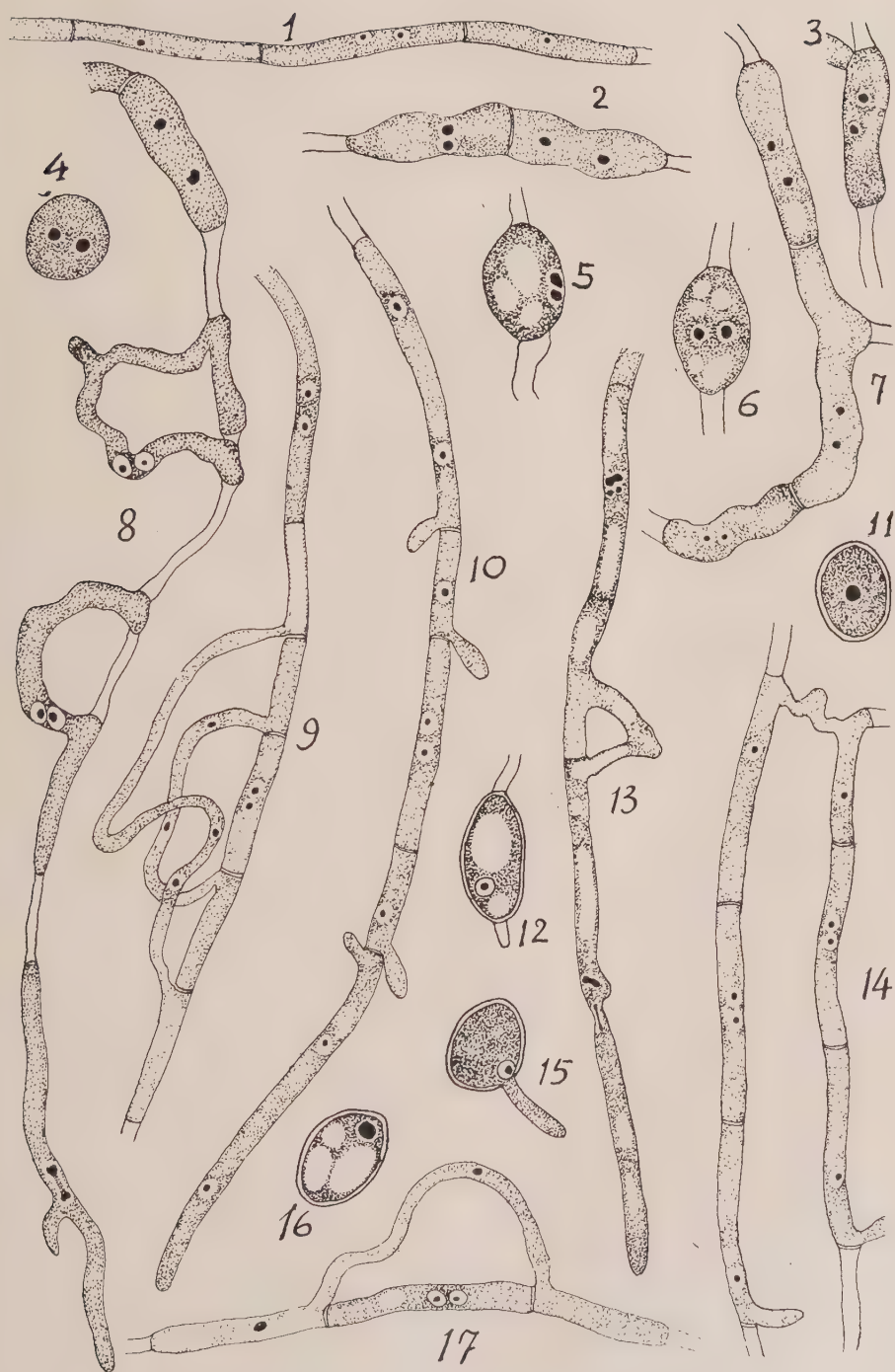
Ustilago levis



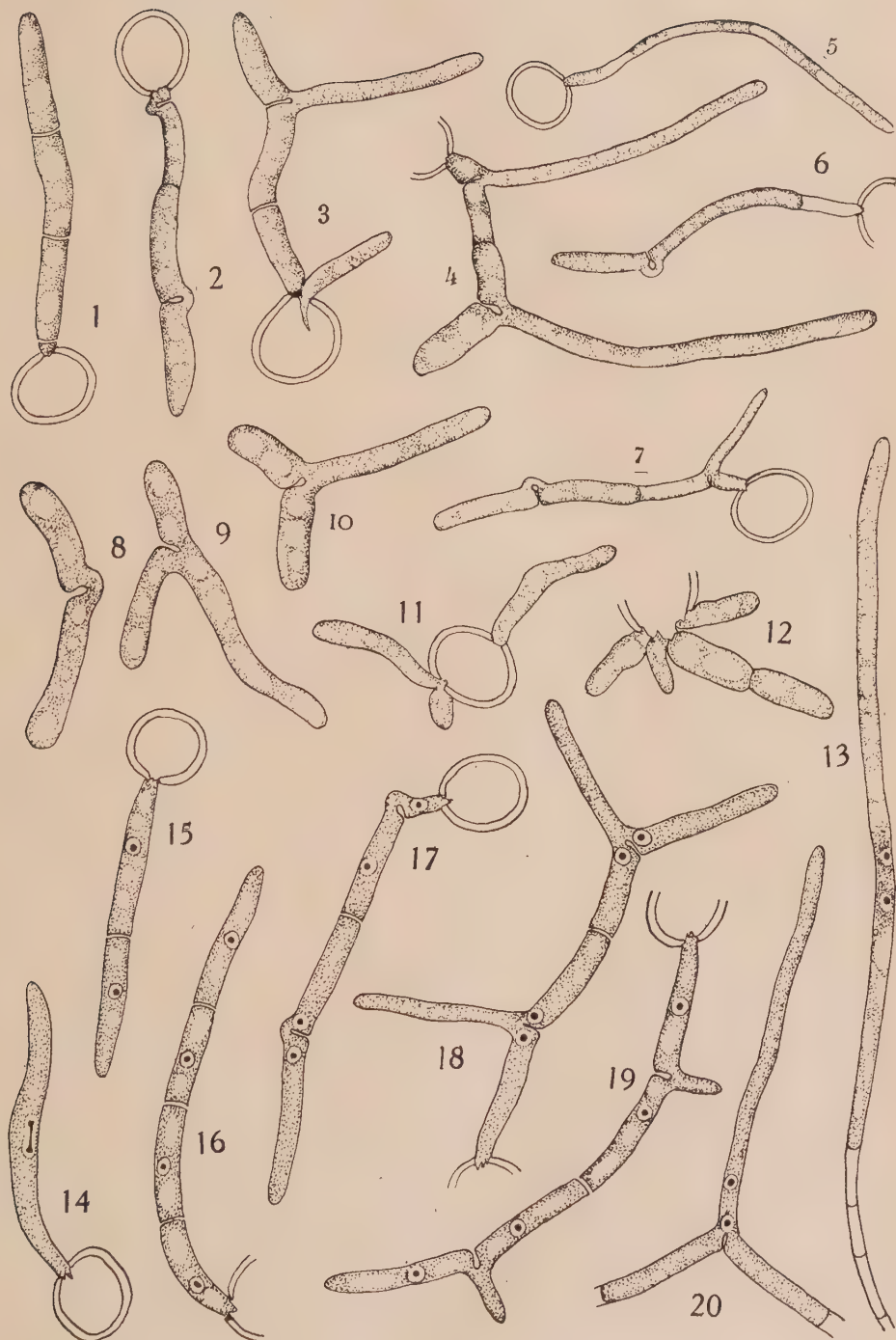
Ustilago hordei



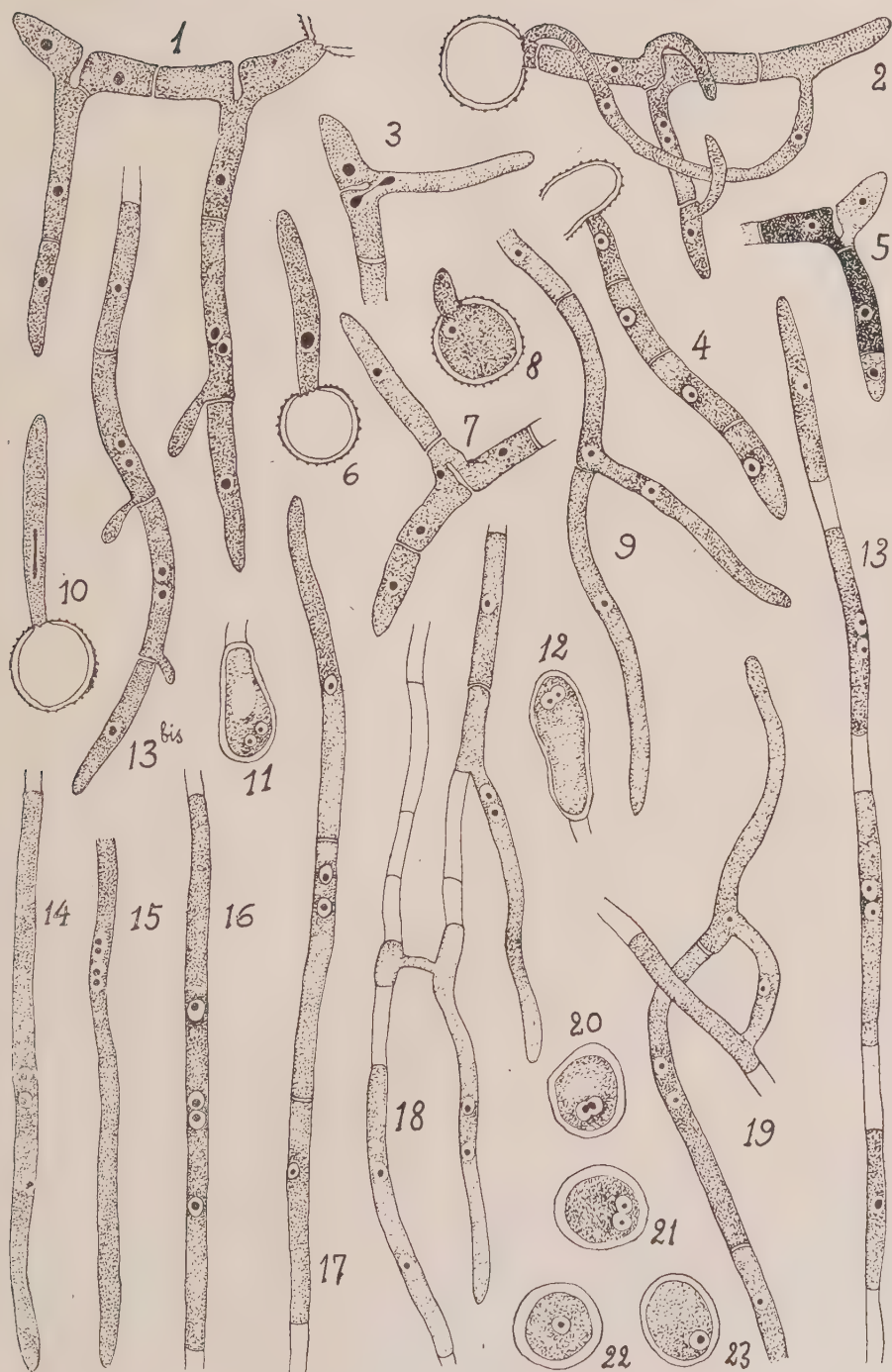
Ustilago hordei



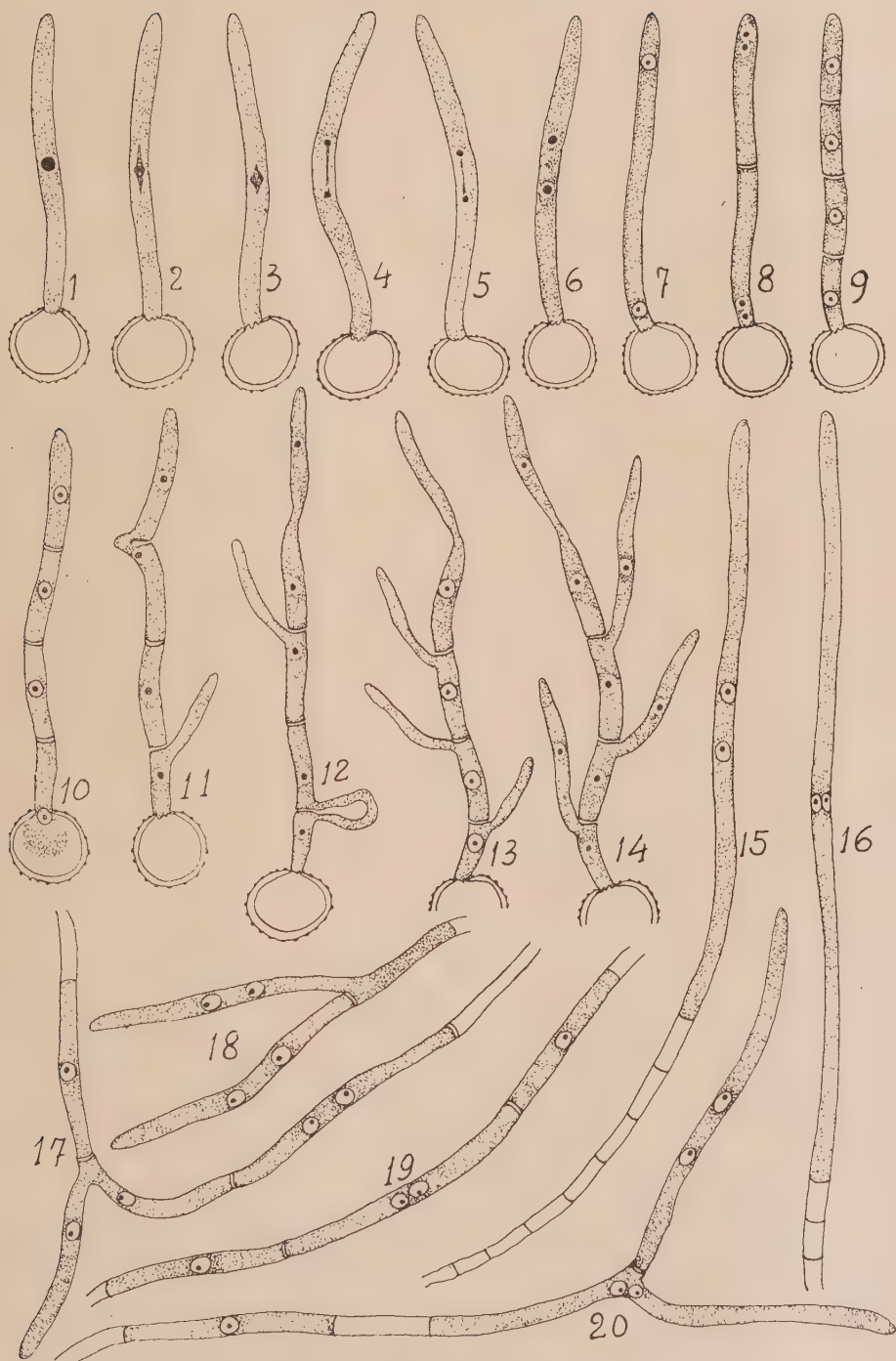
Ustilago hordei



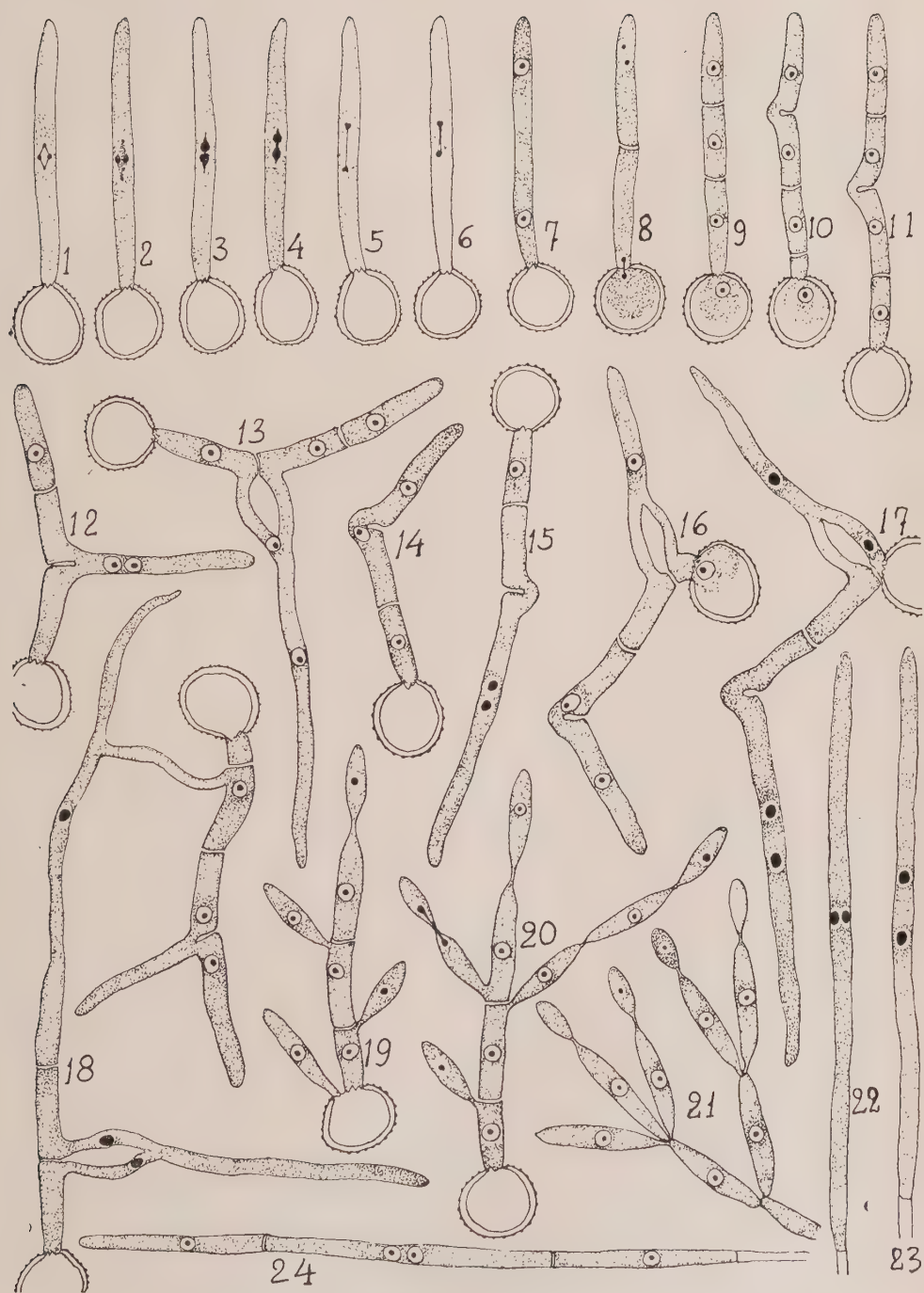
Ustilago crameri



Ustilago nuda



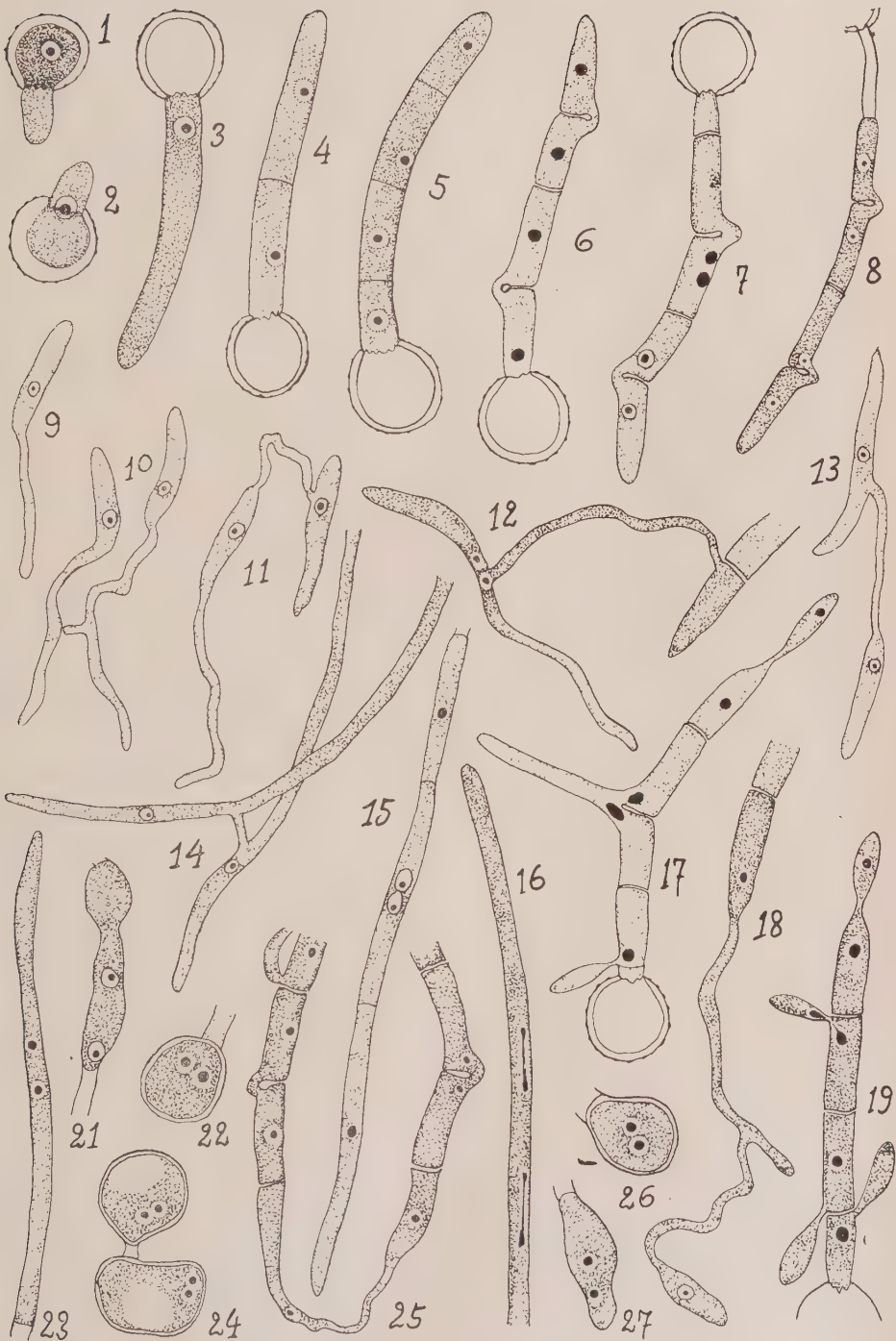
Ustilago tritici



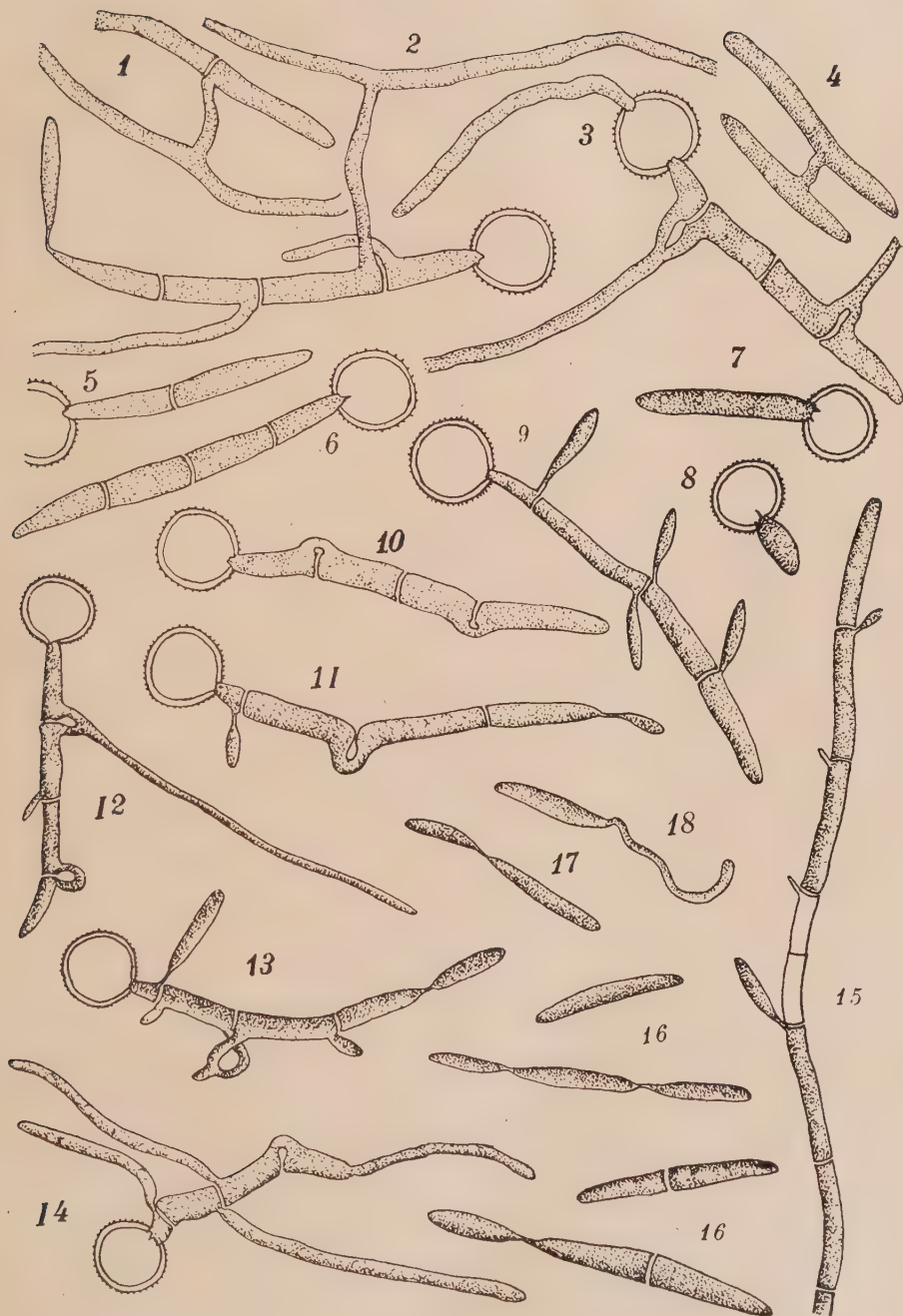
Ustilago avenae



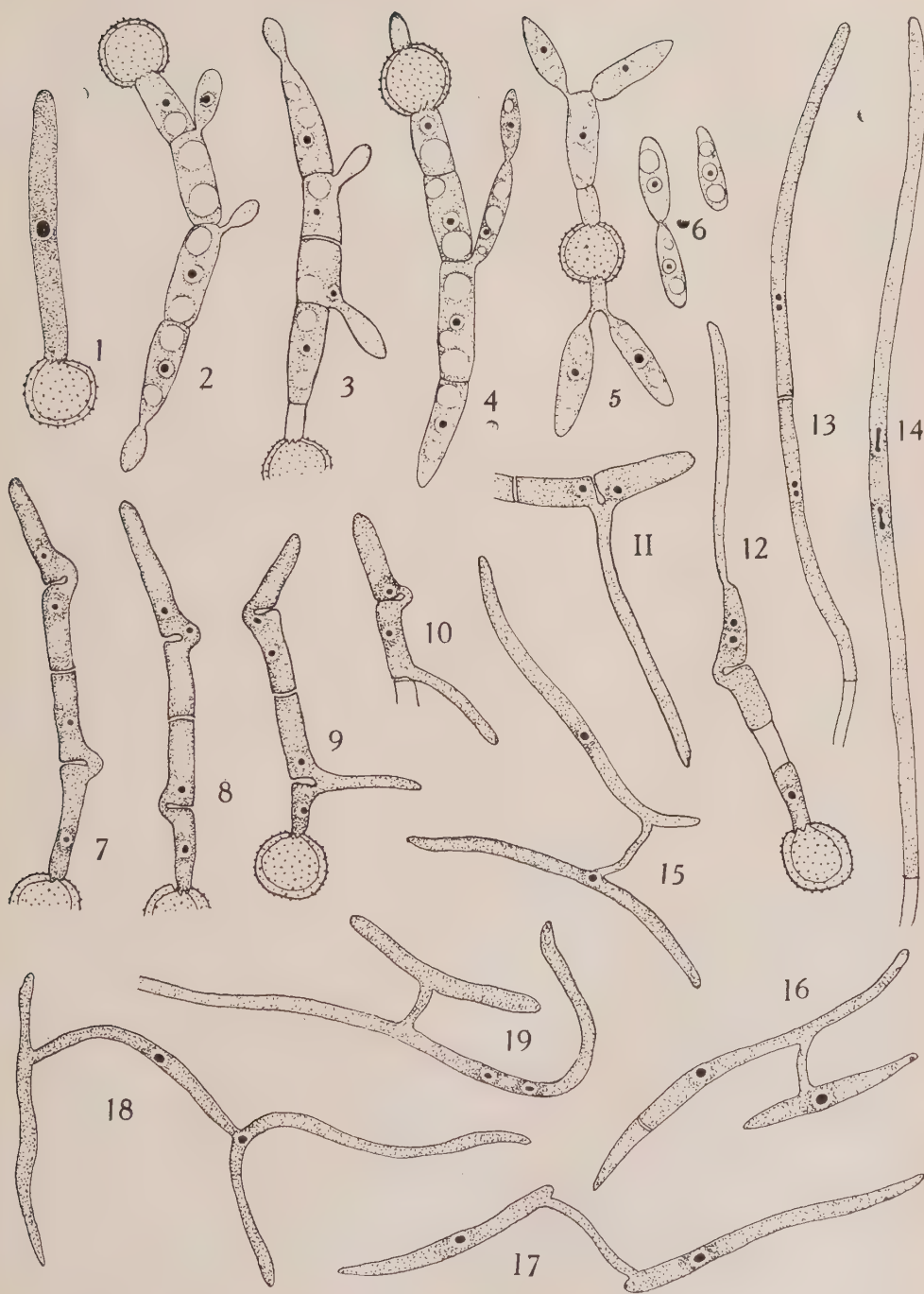
Ustilago esculenta



Sphacelotheca Lioui



Sphacelotheca cruenta.



Sphacelotheca cruenta



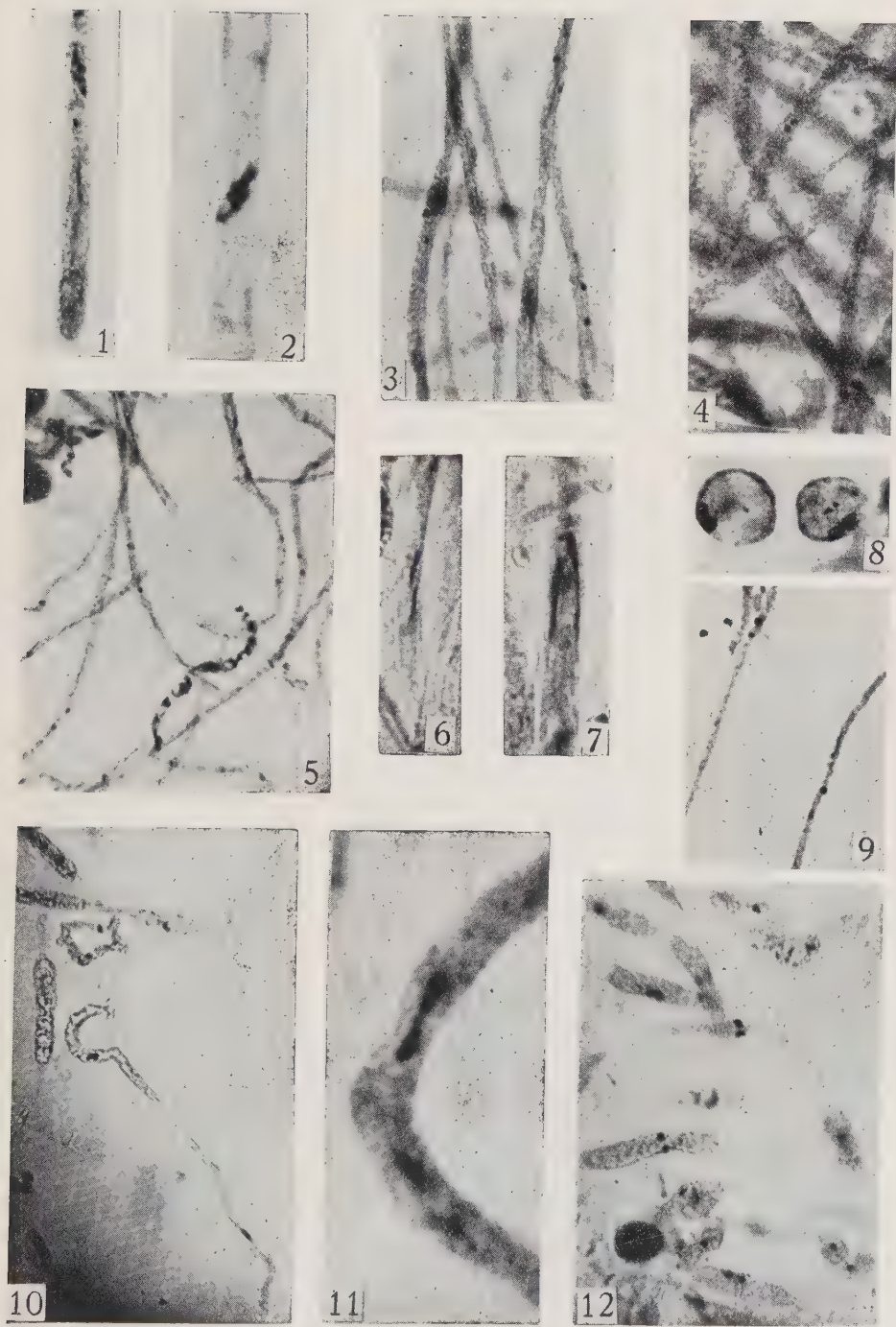
Tilletia trilevis



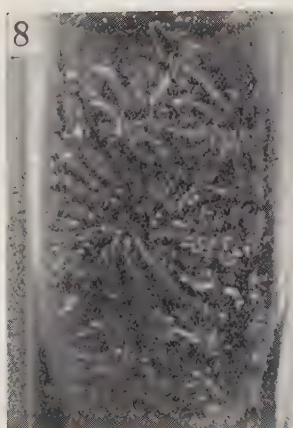
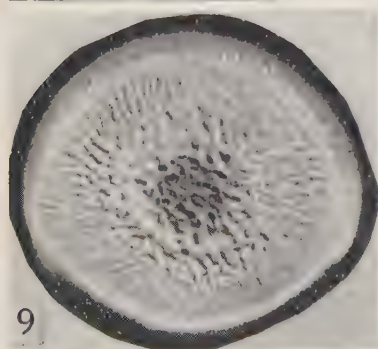
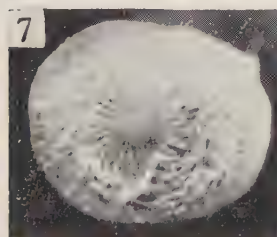
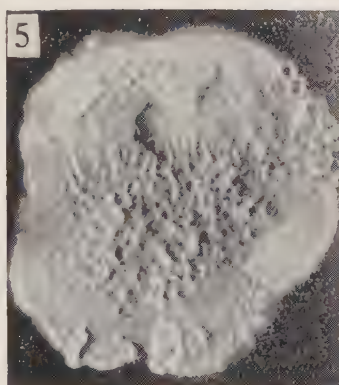
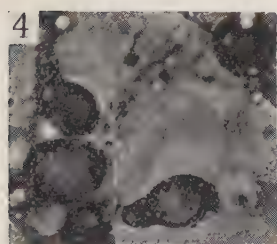
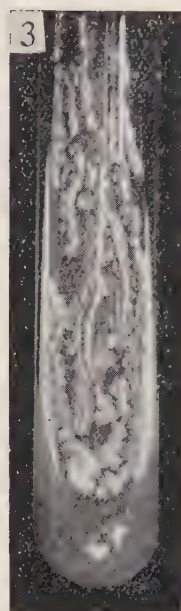
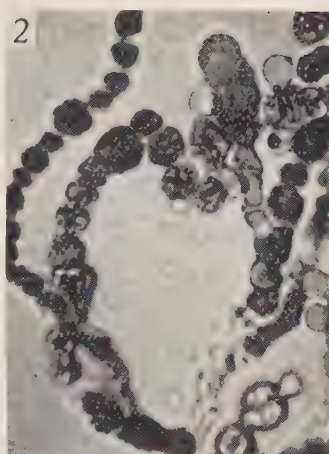
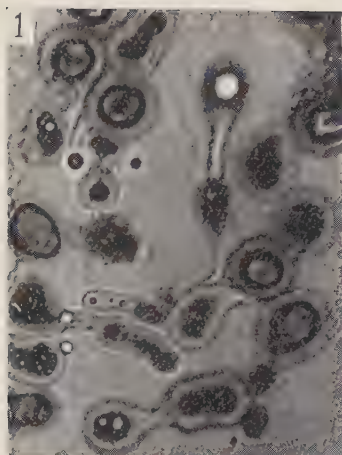
Tilletia tritici



Tilletia tritici



Photographies microscopiques



Photographies microscopiques

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANDERSON (P. J.) 1921. — Development and pathogenesis of the Onion Smut fungus (*Uro. cepulae*). — *Mass. Agric. Exper. Stat. Tech. Bull.* 4, 34 pp.
- ARNAUD (G.) et GAUDINEAU (M^{lle}) 1932. — Le traitement de la Carie du Blé, III. (Action comparée des produits cupriques et du formol). — *Ann. Agron. N. S.*, ii, 2, p. 229-246.
- ATKINSON (G. F.) 1908. — Observations on *Polyporus lucidus* Leys., and some of its allies from Europe and North American. — *Botan. Gazette* XLVI, 5, p. 320.
- 1908. — On the Identity of *Polyporus* « *applanatus* » of Europe and North America. — *Ann. Mycol.*, II, 3, p. 187.
- BARTHOLOMEW (L. K.) et JONES (E. S.) 1923. — Relation of certain soil factors to the infection of Oats by loose Smut. — *Journ. Agric. Res.*, XXIV, 7, pp. 569-575.
- BAUCHE (R) 1923. — Ueber *Ustilago longissima* und ihre Varietät *macrospora*. — *Zeitschr. für Bot.*, XV, 5, pp. 241-279.
- 1925. — Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Sexualphysiologie der *Ustilago bromivora* und *Ustilago grandis*. *Zeitschr. für Bot.*, XVII, 3, pp. 129-177.
- 1927. — Rassenunterschiede und sekundäre geschlechtsmerkmale beim Antherenbrand. *Biol. Zentralbl.*, XLVII, 6, pp. 270-383.
- BERKLEY (M. J.) 1847. — Propagation of Bunt. — *Trans. Roy. Hort. Soc.* vol. 2, p. 113.
- BECKER (T.) 1936. — Untersuchungen Über Sexualität bei *Tilletia tritici* (Bjerk.) — int, im Rahmen der Immunitätszüchtung. — *Phytopatho. Zeits.* IX., 2, pp. 187-228.
- BIRAGHI (A.) 1934. — Ricerche citologiche sulla germinazione delle clamydospore di « *Urocystis tritici* » Koern. — *R. C. Accad. Lincei*. XX, 9, pp. 343-346.
- BLARINGHEM (L.) — 1923. Notes sur la Biologie des Rouilles et des Charbons. (I, II, III, IV). — *Rev. Pat. vég. et Ent. agr.* T. X, pp. 172-182, 223-234, 246-252, 308-313,
- BODINE (E. W.) et DURRELLE (L. W.) 1930. — Inoculation of Wheat with *Tilletia levis* (Kühn). — *Phytopatho.*, XX, 8, pp. 663-668.
- BOSS (G.) 1927. — Beiträge zur Zytologie der Ustilagineen. *Planta*, III, pp. 597-627.

- BREFELD (O.) 1883. — Die Brandpilze, I. — *Unters. Gesammt. Myk.* 5, pp. 1-220.
 — 1889. — Die Chlamydosporen bei den *Ustilagineen*. — *Unters. Gesammt. Myk.*, 7, pp. 224-229.
 — 1895. — Die Brandpilze, II et III. — *Unters. Gesammt. Myk.* II et 12, pp. 1-98 et 99-236.
- BRENTZEL (W. E.). 1933. — Physiologic specialization of *Tilletia tritici* on *Jimmer*. — *Phytopatho.*, XXIII, 5, pp. 483-485.
- BUBAK (F.) 1909. — Ein kleiner Beitrag zur Pilzflora von Niederösterreich. — *Ann. Myc.* VII, p. 59.
 — 1916. — *Die Pilze Böhmens*. II. Brandpilze (Hemibasidii). — *Archiv der Naturwissensch. Landesdurchforschung von Böhmen*, 15, n° 3. Prag.
- BULLER (R.). 1933. — Researches on Fungi. V, pp. 228-230.
- CAMPANILE (S.) 1932. — Composizione chimica delle spore di parassiti vegetali di cereali. — *Nuovi Ann. Agric.*, XII, 4, pp. 640-648.
- CHOW (C. H.). 1934. — Contribution à l'étude du développement des Co-prins. — *Le Botaniste*. s. XXVI, pp. 89-232.
- CHURCHWARD (J. G.). 1932. — The geographic distribution of *Tilletia* spp. on Wheat in Australia in 1931. — *Proc. Linn. Soc. New South Wales*, LVII, 5-6, pp. 403-408.
- CIFERRI (R.) 1931. — Quinta contribuzione allo studio degli *Ustilaginales*. — *Ann. Myc.* XXIX, pp. 1-75.
 — 1933. — La distribuzione e la nomenclatura dei carboni della Canna da Zucchero e delle specie affini. — *Boll. Studi ed Informaz. R. Giard. Colo. di Palermo*, XIII, 7 pp.
- CORNU (M.). 1883. — Sur quelques Ustilaginées nouvelles ou peu connues. — *Sci. Nat. Bot.* VI, T. 15, pp. 269-296.
- DANGEARD (P. A.) 1892-1894. — Recherches sur la Reproduction sexuelle des Champignons. — *Le Botaniste*, 3, pp. 221-286.
 — 1894-95. — La Reproduction sexuelle de l'*Entyloma glaucii* (Dang.). *Le Botaniste*, 4, pp. 12-17.
- DASTUR (J. E.). 1921. — Cytology of *Tilletia tritici* (Bjerk.) Wint. — *Ann. of Botany*, XXXV, pp. 399-407.
- DAVIS (W. H.). 1926. — Life-history of *Ustilago striaeformis* (Westd.) Niessl. which causes a leaf Smut in Timothy. — *Journ. Agric. Res.*, XXXII, I, pp. 69-76.
- DE BARY (A.). 1853. — Untersuchungen über die Brandpilze, Berlin.
- DICKINSON (S.). 1927. — Experiments on the Physiology and Genetics of the Smut Fungi. — *Proc. Roy. Soc. London*, B, vol. CI, pp. 126-136.
 — 1931. — Experiments on the physiology and genetics of the smut fungi, Cultural characters. Part II. The effect of certain external conditions on their segregation. — *Proc. Roy. Soc. London*. ser. B vol. CVIII, pp. 395-423.
- DUCHÉ (J.). et HEIM (R.). 1931. — Recherches sur la flore mycologique des sols sableux. I. — *Recueil de Travaux Cryptogamiques dédiés à Louis Mangin*. 28 pp. Paris.
- FEDERLY (H.). 1904. — Die Copulation der Conidien bei *Ustilago Tragonogii pratensis* Pers. — *Oefv. a. Finska Vet. Sos. Forhandlingar* 46, pp. 1-23.

- FISCHER DE WALDHEIM (A.). 1867. — Sur la structure des spores des Ustilaginées. — *Bull. Soc. imp. Naturalistes, Moscou*, T. XL, pp. 242-261.
- FLEROW (B.). 1919. — Sur la formation des chlamydospores et la nutrition azotée d'*Ustilago hordei*. — *Journ. Sos. Bol. Russie*, IV, pp. 41-51.
- 1923. — Sur la cytologie de l'*Ustilago avenae* Pers. d'après des cultures in-vitro. — *Trav. de la section de Mycol. et de Phytopath. de la Soc. Bot. Russie*, t. I, trav. de la Davis. de Moscou, pp. 24-26.
- FLOR (H. H.). 1931. — Indications of heterothallism in *Tilletia tritici* — *Phytopath.*, XXI, I, p. 107.
- 1932. — Heterothallism and hybridization in *Tilletia tritici* and *T. levis*. — *Journ. Agric. Res.*, XLIV, I, pp. 49-58.
- 1932. — The effect of delayed planting on the control of bunt by copper carbonate dust. — *Phytopath.* XXII, 7, pp. 651-655.
- 1932. — The production of bunt chlamydospores in the vegetative tissue of the wheat plant. — *Phytopath.* XXII, 7, pp. 661-664.
- 1933. — Studies on physiologic specialization in *Tilletia tritici* and *T. levis* in the Pacific North-West. — *Journ. Agric. Res.* XLVII, 4, pp. 193-213.
- GAUMANN (E.). 1926. — Vergleichende Morphologie der Pilze, Fischer Iena.
- GUILLIERMOND (A.). 1902. — Recherches cytologiques sur les Levures et quelques moisissures à formes levures. Thèse, Paris.
- 1903. — Recherches cytologiques sur les Levures. — *Rev. gén. Bot.*, T. XV, pp. 4-66, et 166-192.
- 1909. — Recherches cytologiques et taxonomiques sur les *Endomycètes*. — *Rev. gén. Bot.* T. XXI, pp. 353-401.
- 1910. — La Sexualité chez les Champignons. — *Bull. Sci. France et Belgique. Sér. 7*, T. XLIV, fasc. 2, pp. 109-196.
- 1911. — Les Progrès de la cytologie des Champignons. — *Prog. Bot. R.* IV, pp. 389-542.
- 1912. — Les levures. Paris.
- 1913. — Sur les mitochondries des Champignons. — *C. R. S. B. t.* LXXIV, p. 618.
- 1913. — Nouvelles observations sur le chondriome de l'Asque de *Pustularia vesiculosa*. Evolution d'un chondriome pendant les mitoses et la formation des spores. — *C. R. Soc. Bio. T.* LXXXV, p. 646.
- 1913. — Sur la participation du Chondriome des Champignons dans l'élaboration des corpuscules métachromatiques. — *Anatomischer Anzeiger*, T. 44, n° 15-16, pp. 337-342.
- 1916. — Nouvelles recherches sur les corpuscules métachromatiques. — *C. R. Soc. Bio. T.* LXXIX, p. 1091.
- 1924. — Observations sur l'origine des Vacuoles. — *La Cellule*, vol. XXXVI, pp. 217-229.
- 1928. — Recherches sur quelques *Ascomycètes* inférieurs isolés de la Stigmatomycose des graines de Cotonnier. (Essai sur la Phylogénie des *Ascomycètes*). — *Rev. gén. Bot.* T. XL, pp. 1-96.
- 1936. — L'*Eremothecium Ashbyii*, nouveau champignon parasite des capsules du cotonnier. — *Rev. Myc.* T. fasc. 3, pp. 115-156.
- GUILLIERMOND (A.). MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.). — 1933. *Traité de Cytologie végétale*. Paris.
- GWYNNE-VAUGHAN (H.) et BARNES. 1922. — *Fungi : Ascomycetes, Ustilaginales, Uredinales*. Cambridge.
- HAHNE (J.). 1925. — Untersuchungen über die Keimungsbedingungen

- von Tilletiasporen. — *Kuhn-Arch. Arb. Landw. Inst. Univ. Halle*, IX, p. 157.
- HANNA (W. F.). 1929. — Studies in the physiology and cytology of *Ustilago zeæ* and *Sorosporium Reilianum*. — *Phytopath.* XIX, I, p. 91.
- HARPER (R. A.). 1900. — Nuclear phenomena in certain stages in the development of the Smuts. — *Trans. Wisconsin Ac. Sc.* vol. XII. pp. 473-498.
- HEIM (R.). 1931. — Le genre *Inocybe*, précédé d'une Introduction générale à l'étude des Agarics Ochrosporés. Thèse, Paris.
- 1933. — Observations systématiques et anatomiques sur quelques champignons africains. — *Ann. Crypt. Ex. T.* VI, fasc. 2. pp. 131-149.
- HEIM (R.) et MALENÇON (G.). 1928. — Champignons du Tonkin recueillis par M. V. Demange. — *Ann. Crypt. Exot.*, I, p. 67.
- HERZBERG (P.). 1895. — Vergleichende Untersuchungen über landwirthschaftlich wichtige Flugbrandarten. — *Zopf Bertr. Morph. Phys. Organ.*, V, p. 1.
- HOLTON (C. S.). 1931. — Hybridization and segregation in the Oat smuts. — *Phytopath.*, XXI, 8, pp. 835-842.
- 1932. — Studies in the genetics and the cytology of *Ustilago avenæ* and *Ustilago levis*. — *Minnesota Agric. Exper. Stat. Tech. Bull.* 87, 34 pp.
- 1933. — Inheritance of chlamydospores characteristics in Oat Smut fungi. — *Phytopath.*, XXIII, I, p. 16.
- HORI (S.). 1907. — On *Ustilago esculenta* P.Henn. — *Ann. Myc.* 5, pp. 150-154.
- HUMPHREY (C. J.) et LEUS (S.). 1932. — Studies and illustrations in the Polyporaceæ. II et III. — *The Philipp. Journ. of. Sc.*, 47, p. 535-556, avril; et p. 159-184, oct.
- HÜTTIG (W.). — Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Keimung und Geschlechtverteilung bei Brandpilzen. — *Zeit. für Bot.*, XXIV, 10-11, pp. 529-557.
- 1933. — Ueber physikolische und chemische Beeinflussungen des Zeitpunktes der chromosomenreduktion bei Brandpilzen. — *Zeit-für Bot.*, XXVI, I, pp. 1-26.
- JAAP (Otto). 1907. — Beiträge zur Pilzflora der Schweiz. — *Ann. Myc.* V, p. 255.
- 1908. — Beiträge zur Pilzflora der Oesterreichischen Alpenländer. (I, Pilze aus Südtirol und Karuten.) — *Ann. Myc.* VI, pp. 194-195.
- 1910. — Ein Kleiner Beitrag zur Pilzflora der Eifel. — *Ann. Myc.* VIII, p. 14.
- 1911. — Ein Keiner Beitrag zur Pilzflora der Vogesen. — *Ann. Myc.* IX, p. 334.
- 1914. — Pilze bei Bad Nauheim in Oberhessen. — *Ann. Myc.* XII, pp. 13-14.
- 1914. — Ein Keiner Beitrag zur Pilzflora von Thüringen. — *Ann. Myc.* XII, pp. 429-430.
- 1916. — Beiträge zur Kenntniss der Pilze Dalmatiens. — *Ann. Myc.* XIV, pp. 18-19.
- JONES (E. S.). 1923. — Influence of temperature, moisiture, and oxygen on spore germination of *Ustilago avenæ*. — *Journ. Agric. Res.*, XXIV, 7, pp. 577-596.
- 1923. — Influence of temperature on the spore germination of *Ustilago zeæ*. — *Journ. Agric. Res.*, XXIV, 7, pp. 593-596.

- KELLERMAN AND SWINGLE. 1890. — Loose Smut of Cereals. — *Ann. Rep. Kan. Agric. Exp. Stat.* N° 2, p. 213.
- KHARBUSH (S. S.). — 1927. Contribution à l'étude des phénomènes sexuels chez les Ustilaginées. — *Ann. Sci. Nat. Bot. sér.* 10, T. IX, pp. 285-297.
- 1928. — Recherches histologiques sur les Ustilaginées. — *Rev. Pat. vég. Ent. Agric.* T. XV, 2, pp. 48-56.
- KINGSLEY (E. L.). 1933. — The relation of certain morphological characters of the host and fungus to the identification of the loose and covered smuts of Oats. — *Trans. Kans. Acad. Sci.*, XXVI, pp. 98-104.
- KNIEP (H.). 1919. — Untersuchungen über den Antherenbrand. — *Zeits. für Bot.*, XI, pp. 257-284.
- 1921. — *Urocystis anemones* (Pers.) Winter. — *Zeits. für Bot.*, XIII, 5, pp. 289-311.
- 1926. — Ueber Artkrenzungen bei Brandpilzen. — *Zeits. für Pilz.* (N. S.), v, 14-15, pp. 217-247.
- 1928. — Die Sexualität der niederen Pflanzen. Iena.
- KOCK (G.). 1932. — Essig als Saatgutbeizmittel. — *Fortschr. der Landw.*, VII, 8, pp. 226-227.
- KÜHN. 1858. — Die Krankheiten der Kulturgewächse. Berlin.
- 1876. — *Ustilago Rabenhorstiana* n. sp. — *Hedwigia*, XV n° 1, p. 4.
- KULKARNI (G. S.). — 1922. Conditions influencing the distribution of grain smut (*Sph. sorghi*) of Jowar (*Sorghum*) in India. — *Agric. Journ. India*, XXVII, 2, pp. 159-162.
- LÉVEILLÉ (J. H.). 1839. — Recherches sur le développement des Urédinées *Ann. Sci. Nat. Bot. sér.* 2, T. II, pp. 5-16.
- LIND (J.). 1908. — Bemerkungen über einige parasitische Pilz aus Rutzland. — *Ann. Myc.* VI, p. 99.
- LINDAU (G.) et KLEBAHN (H.). 1912. — PILZE.
- LIRO (J. I.). 1924. — Die *Ustilagineen* Finnlands, I. — *Ann. Acad. Sci. Fen.* T. 17.
- LUTMAN (B. F.). 1910. — Some contributions to the life history and cytology of the Smuts. — *Trans. Wisconsin Ac. Sc.*, XVI, p. 1191-1228.
- MACALPINE (D.). 1910. — The Smuts of Australia.
- MAGNUS (M. P.). 1899. — Les Ustilaginées du *Cynodon Dactylon* (L.) et leur distribution géographique. — *Bull. Soc. Myc. France.*, T. XV, p. 265.
- MACRÆ (N. A.). 1930. — Preliminary report on studies of loose smut of Barley. — *Proc. Canadian Phytopath. Soc.*, pp. 44-47.
- MAIRE (R.). 1898. — Note sur le développement saprophytique et sur la structure cytologique des Sporidies-levures chez l'*Ustilago Maydis*. *Bull. Soc. Myc. France.* T. XIV, pp. 161-173.
- 1902. — Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basiidiomycètes. — *Bull. Soc. Myc. France.*, T. XVIII,
- MALENÇON (G.). 1929. — Observations sur les ornements des spores chez les champignons. — *Archives de Bot.* T. III, *Bull. mens.* pp. n° 7, 121-129.
- MALKOFF (K.). — 1908. Erster Beitrag zur Kenntnis der Pilzflora Bulgariens. — *Ann. Myc.* VI, pp. 29-30.

- MELCHERS (L. E.), FICKE (C. H.) et JOHNSTON (C. O.). — 1932. A study of the physiologic forms of kernel smut (*Sph. sorghi*) of *Sorghum*. Journ. Agric. Res., XLIV, I, pp. I-II.
- MELCHERS (L. E.). — 1933. Physiologic specialization of *Sphacelotheca cruenta* (Kühn) Potter. Journ. Agric. res., XLVII, 5, pp. 339-342.
- MOLDENHANER (J.). 1928. — Untersuchungen über die Empfanglichkeit der Wild-und Kulturhaferformen für *Ustilago avenæ* mit besonderer Berücksichtigung des Infektionsvorganges. — Kuhn-Arch., XV, pp. 349-409.
- NOBLE (R. J.) 1934. — Note on the longevity of spores of the fungus *Urocystis tritici* Kœrn. — Journ. et Proc. Roy. Soc. New-South Wales, LXVII pp. 403-410.
- 1924. — Studies on the parasitism of *Urocystis tritici* Kœrn., the organism causing flag smut of Wheat. — Journ. Agric. Res. XXVII, 7, pp. 451-489.
- NORTON (J. B. S.). 1896. — The Kansas *Ustilaginææ*. — Trans. Acad. Sci. of St-Louis. VII, n° 10, pp. 2-241.
- NOVOPOKROVSKY (I. V.) et SKASKIN (F. D.). 1925. — Effect of temperature on the germination of the chlamydospores of cereal smuts (genus *Ustilago*). — Pamphlet of the north Caucasus Regional Land Administration, Rostoffon-Don, 28 pp.
- PARAVICINI (E.). 1917. — Untersuchungen der Zellkerne bei Fortpflanzung der Brandpilze. — Ann. Myc. XV, pp. 56-96.
- PATOUILLARD (N.). 1893. — Forme radicole de l'*Urocystis anemones* (Pers.) — Journ. Bot., 7, pp. 237-238.
- 1897. — Additions au catalogue des Champignons de la Tunisie. — Bull. Soc. Myc. France, 13, pp. 197-216.
- 1903. — Additions au catalogue des champignons de la Tunisie. — Bull. Soc. Myc. France, 19, pp. 245-261.
- 1913. — Quelques champignons du Tonkin. — Bull. Soc. Myc. France, 19, pp. 245-261.
- 1913. — Quelques champignons du Tonkin. — Bull. Soc. Myc. France, 29, pp. 206-228.
- POTEBNIA (A.) 1907. — Mycologische Studien. — Ann. Myc. V, P. 12.
- 1910. — Beiträge zur Micromycetenflora Mittel-Rutzlands (Gouv. Kürsk und Charlow). — Ann. Myc. 8, p. 42-93.
- PREVOST (B.). 1807. — Mémoire sur la cause immédiate de la carie. Montauban.
- PRILLIEUX (E. D.). 1880. — Quelques observations sur la formation et la germination des Spores des Ustilaginées. — Ann. Sci. Nat. Bot. IV, T. 10, pp. 49-61.
- 1895. — Maladies des Plantes agricoles. Paris.
- PY (G.). 1932. — Recherches cytologiques sur l'assise nourricière des microspores et les microspores des plants vasculaires et en particulier sur le comportement des constituants morphologiques du cytoplasme. Thèse, Paris.
- RABIEN (H.). 1927. — Under Keimungsund Infektionsbedingungen von *Tilletia tritici*. — Arb. Biol. Reich. für Land-und Forstwirthsh., XV, 3, pp. 297-353.
- RANKER (E. R.). 1930. — Synthetic nutrient solutions for culturing *Ustilago zeæ*. — Journ. Agric. res., XLI, 6, pp. 435-443.

- RANOJEVIC (N.). 1910. — Zweiter Beitrag zur Pilzflora Serbiens. — *Ann. Myc.* VIII, pp. 364-365.
- 1914. — Dritter Beitrag zur Pilzflora Serbiens. — *Ann. Myc.* XII, XII, pp. 397-399.
- RAWITSCHER (F.). — Beiträge zur Kenntnis der *Ustilagineen*. — *Zeits. f. Bot.* pp. 673-706.
- 1914. — Zur Sexualität der Brandpilze : *Tilletia tritici*. — *Ber. d. deutsch. Bot. Gesell.* pp. 310-314.
- 1922. — Beiträge zur Kenntnis von *Ustilagineen*, II. — *Zeits. f. Bot.*, XIV, 4, pp. 273-296.
- REED (G. M.) et FARIS (J. A.). — 1924. Influence of environmental factors on the infection of Sorghums and Oats by loose kernel smuts of *Sorghum*. — *Amer. Journ. Bot.*, XI, 8, pp. 518-534.
- ROSTRUP (Fr. G. E.). 1890. — *Ustilagineæ Daniae*. Danmarks Brandsvape.
- RUMP (L.). 1926. — Studien über den Gerstenhartbrand (*U. hordei* Kell. et Sw). — *Forsch. auf. dem Gebiet der Pflanzenk. u. der Immunität im Pflanz. II.*, pp. 21-76.
- SACCARDO (P. A.). — Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum.
- SAKSENA (R. K.). 1935. — Recherches physiologiques et cytologiques sur quelques espèces du genre *Pythium*. Thèse, Paris.
- SAMPSON (K.). 1928. — The biology of Oat Smuts, I. Viability of the chlamydospores. — *Ann. Appl. Biol.*, XV, pp. 586-612 ;
- 1933. — The biology of Oat Smuts III. The development of two biological species of *Ustilago kollerii* (Will.) on a selection of *Avena strigosa orcadensis* (Marquand). — *Ann. of Appl. Biol.*, XX, 2, pp. 258-271.
- SARTORIS (G. B.). 1924. — Studies in the life history and physiology of certain smuts. — *Amer. Journ. Bot.*, XI, pp. 617-647.
- SCHAFFNIT (E.). 1926. — Zur Physiologie von *Ustilago hordei* Kell. et Sw. — *Ber. Deutsch. Bot. Gesell.*, XLIV, 2, pp. 151-146.
- SCHROETER (J.). 1887. — Die Pilze Schlesiens, I (Cohn : *Kryptogamen-Flora von Schlesien*, 3).
- SEYFERT (R.). 1927. — Ueber Schnallenbildung im Paarkernmyzel der Brandpilze. — *Zeits. f. Bot.* XIX, pp. 577-601.
- SLEUMER (H. O.) 1932. — Ueber Sexualität und Zytologie von *Ustilago zae* (Beckm.) Unger. *Zeits. f. Bot.*, XXV, 5, pp. 209-263.
- SYDOW (H. P.) et Butler (E. J.). 1906. — Fungi Indiae orientalis. — *Ann. Myc.* IV, pp. 424-428.
- 1908. — Micromycetes orientalis a cl. J. Bermuller communicati. — *Ann. Myc.* VI, pp. 528.
- 1909. — Micromycetes japonici (II. Mycetes a cl. T. Yoshinaga lecti). — *Ann. Myc.* VII, pp. 173-174.
- 1913. — Ein Beitrag zur Kenntnis der parasitischen Pilzflora der nördlichen Japans. — *Ann. Myc.* XI, p. 112.
- 1924. — Beiträge zur Kenntnis der Pilzflora Neu-Seelands (I). — *Ann. Myc.* XXII, p. 293.
- 1929. — Fungi chinenses (Series prima). — *Ann. Myc.* XXVII, pp. 418-434.
- STAKMAN (E. C.), Moore (M. B.) et Cassell (R. C.). 1934 The pathogenicity and cytology of *Urocystis occulta*. — *Phytopath.* XXIV, 1, P. 18.

- TAKASUGI (H.), et Akaishi (Y.). 1933. — Studies on the smuts of *Sorghums*. I. germination of spores of the loose kernel Smut. (*Sphacelotheca cruenta*) of *Sorghum*. — *S. Manchuria Ry-Co. Agric. Exper. Stat. Res. Bull.*, II, pp. 21-60.
- SCHELLENBERG (H. C.). — Die Vertreter der Gattung *Sphacelotheca* De By. auf Den *Polygonum*-Arten. — *Ann. Myc.* V, 5, pp. 385-395.
- 1911. — Die Brandpilze der Schweiz.
- TENG (S. S.). 1931. — Observation on the germination of the chlamydospores of *Tilletia horridia* Tak. — *Contrib. Biol. Lab. Sci. Soc. of China, Bot. ser.* VI, 9, pp. III-114.
- TRAVERSO (G. B.). 1903. — Primo elenco di micromiceti di Valtellina — *Ann. Myc.* I, pp. 303-304.
- TULASNE (L. C. 1847. — Mémoire sur les Ustilaginées aux Urédinées. — *Ann. Sci. Nat. Bot. ser.* III, vol. VII, pp. 12-126.
- 1854. — Second mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées. — *Ann. Sci. Nat. ser.* IV., vol. II, p. 157.
- VALLETTE (G.). 1931. — Reproduction et sexualité chez les Ustilaginées. — *Bull. Soc. Bot. France.* T. 78, p. 13-23.
- VANDERWALLE (R.). 1932. — Contribution à l'étude des maladies charbonneuses de l'Orge. — *Bull. Inst. Agr. et Stat. Recherches de Gembloux*, 1. 4. pp. 291-322.
- VAN TIEGHEM. 1876. — Nouvelles observations sur le développement du fruit et sur le prétendue sexualité des Basidiomycètes — *Bull. Soc. Bot. France*, p. 99.
- WALKER (J. C.) et — ELLMAN (F. L.) 1926. — Relation of temperature to spore germination and growth of *Urocystis cepulæ*. — *Journ. Agric. Res.* XXXII, 2, pp. 133-146.
- ANG (D. T.). — 1934. Contribution à l'étude des Ustilaginées (Cytologie du parasite et Pathologie de la cellule hôte). — *Le Botaniste*, ser. XXVI, pp. 539-670.
- OLF (R.). — 1874. Der Brand des Getreides, seine Ursachen und seine Verhütung. Halle.
- OOLMAN (H. M.) et Humphrey (H. B.) 1924. — Study in the Physiology and control of Bunt, or Stinking Smut, of —heat. — *U. S. Depart. Agric. Bull.*, n° 1.239 pp. 6-7, 15-18.
- YEN (—, Y.). 1934. — Première Note sur quelques Ustilaginées de Chine. — Deuxième note sur quelques Ustilaginées de Chine. — *Ann. Crypt. Exo.* T. VII, fasc. I et 2,
- 1934. — Note sur les Ustilaginées de Chine, I. — *Contrib. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping.* vol. II, pp. 165-175.
- 1935. — Note sur les Ustilaginées de Chine, II et III. — *Cont. Inst. Bot. Nat. Sca. Peiping.* vol. III, pp. 5-15, et 41-58.
- 1934. — Un nouveau *Constrictia* de Chine, — *Bull. Soc. Myc. France* T. LI, fasc. I. 113-114.
- 1936. — Observations cytologiques sur la Sexualité et le développement de *Tilletia tritici* (Bjerk.) —int. — *C. R. Soc. Bio.* T. CXXI, pp. 1304.
- ZILLIG (H.). 1921. — Ueber spezialisierte Formen bei Antherenbrand. — *Centralbl. Bact.*, II, Abt. 53, PP. 33-74.
- ZUNDEL (G. L. I.). 1930. — Monographic studies on the *Ustilaginales* attacking *Andropogon*. — *Mycologia*, T. 12, pp. 125-158.

TABLE DES MATIÈRES

PRÉFACE.....	157
INTRODUCTION :	
I. Historique.....	159
II. Technique.....	165
1 ^o Milieux de culture.....	165
2 ^o Culture.....	166
3 ^o Fixations.....	166
4 ^o Préparations.....	168
5 ^o Colorations.....	169

PREMIERE PARTIE

Etude systématique des Ustilaginées de (Chine.)

I. Caractères généraux de la systématique des Ustilaginées.	
Sore.....	170
Spores (coloration, forme, membrane, ornementation).....	172
Remarques critiques.....	176
Clé de la classification des espèces chinoises.....	177
II. Ustilaginaceæ Schrot.	
A. Genre <i>Ustilago</i> (Pers.) Roussel.....	177
1. <i>Ustilago cynodontis</i> P. Henn.....	178
2. <i>Ustilago levis</i> (Kell. et Sw.) Magn.....	179
3. <i>Ustilago hordei</i> (Pers.) Kell. et Sw.....	180
4. <i>Ustilago crameri</i> Korn.....	181
5. <i>Ustilago zeæ</i> (Beckm.) Ung.....	181
6. <i>Ustilago nuda</i> (Jens.) Rostrup.....	183
7. <i>Ustilago tritici</i> (Pers.) Jens.....	184
8. <i>Ustilago avenæ</i> (Pers.) Jens.....	184
9. <i>Ustilago esculenta</i> P. Henn.....	185
10. <i>Ustilago Rabenhorstiana</i> Kuhn.....	186
11. <i>Ustilago striaeformis</i> (– est.) Niss.....	186
12. <i>Ustilago spermophora</i> var. <i>orientalis</i> Yen.....	187
13. <i>Ustilago violacea</i> (Pers.) Fckl.....	188
14. <i>Ustilago reticulata</i> Liro.....	189
15. <i>Ustilago Bungeana</i> Yen. sp. nov.....	190

B. Genre <i>Sphacelotheca</i> De Bary.	
16. <i>Sphacelotheca miscanthi</i> Yen. sp. nov	192
17. <i>Sphacelotheca Lioui</i> , Yen, sp. nov	193
18. <i>Sphacelotheca Reiliana</i> (Kühn) Clinton.....	195
19. <i>Sphacelotheca exserta</i> (Mc Alp.) Yen.....	196
20. <i>Sphacelotheca sorghi</i> (Link.) Clinton	197
21. <i>Sphacelotheca cruenta</i> (Kuhn) Bubak.....	198
C. Genre <i>Cintractia</i> Cornu.	
22. <i>Cintractia chinensis</i> Yen.....	199
III. <i>Tilletiaceæ</i> Schrot.	
D. Genre <i>Tilletia</i> Tulasne:	
23. <i>Tilletia levis</i> Kühn.....	202
24. <i>Tilletia tritici</i> (Bjerk.) —int.....	202
25. <i>Tilletia Barclayana</i> (Bref.) Sacc. et Syd	203
E. Genre <i>Urocystis</i> Rab :	
26. <i>Urocystis tritici</i> Kærniker.....	205
27. <i>Urocystis Dioscoreæ</i> Syd.....	206
DEUXIEME PARTIE	
(Etude Cytologique et biologique des Ustilaginées de Chine.)	
I. <i>Ustilago cynodontis</i> (Pers.) Rouss.....	208
1. Germination des spores.....	208
2. Développement et sporulation du champignon en cult.	209
II. <i>Ustilago levis</i> (Kell. et Sw.) Magn.....	212
1. Germination des spores.....	212
2. Caractères cytologiques.....	214
III. <i>Ustilago hordei</i> (Pers.) Kell. et Sw	215
1. Germination des spores.....	215
2. Développement et sporulation du champignon en cult.	219
3. Caractères cytologiques.....	221
IV. <i>Ustilago crameri</i> Korn.....	226
1. Germination des spores.....	226
2. Caractères cytologiques.....	227
V. <i>Ustilago zeæ</i> (Beckm.) Ung.....	227
1. Germination des spores.....	227
2. Développement et sporulation du champignon en cult.	229
VI. <i>Ustilago nuda</i> (Jens.) Rost.....	230
1. Germination des spores.....	230
2. Développement et sporulation du champignon en cult.	233
3. Caractères cytologiques.....	234
VII. <i>Ustilago tritici</i> (Pers.) Jens.....	239
1. Germination des spores.....	239
2. Caractères cytologiques.....	241

VIII. <i>Ustilago avenae</i> (Pers.) Jens	242
1. Germination des spores.....	242
2. Caractères cytologiques.....	245
IX. <i>Ustilago esculenta</i> P. Henn.....	249
1. Germination des spores.....	249
2. Développement et sporulation du champignon en cult.	252
X. <i>Ustilago violacea</i> (Pers.) Fckl	256
1. Germination des spores.....	256
2. Développement du champignon en culture.....	256
XI. <i>Ustilago Bungeana</i> Yen.....	257
1. Germination des spores.....	257
2. Caractères cytologiques.....	259
XII. <i>Sphacelotheca Lioui</i> Yen.....	262
1. Germination des spores.....	262
2. Développement et sporulation du champignon en cult.	263
3. Caractères cytologiques.....	264
XIII. <i>Sphacelotheca Reillana</i> (Kühn) Clinton.....	265
1. Germination des spores.....	265
2. Développement et sporulation du champignon en cult.	267
XIV. <i>Sphacelotheca cruenta</i> (Kühn) Bubak.....	269
1. Germination des spores.....	269
2. Caractères cytologiques.....	271
XV. <i>Sphacelotheca sorghi</i> (Link). Clinton	272
1. Germination des spores.....	272
2. Développement du champignon en culture.....	273
XVI. <i>Tilletia tritici</i> (Bjerk.) Wint.....	275
1. Germination des spores.....	275
2. Développement et sporulation du champignon en cult.	277
3. Caractères cytologiques.....	279
XVII. <i>Vacuoles, Corpuscules métachromatiques et Chondriome..</i>	282

CONSIDÉRATIONS ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

I. Ornementation des spores.....	285
II. Nouvelles espèces décrites.....	286
III. Germination des spores.....	286
IV. Modes de développement du champignon en culture.....	290
V. Sporulation en culture.....	291
VI. Phénomènes cytologiques liés à la sexualité.....	291
Explications des planches	296
Index bibliographique.....	300
Table des matières.....	308

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

LES BACTÉRIES DU SOL

Vu et approuvé :

Paris, le 12 Février 1937

**Le Doyen de la Faculté des Sciences,
Ch. MAURAIN**

Vu

et Permis d'imprimer

**Le Recteur de l'Académie
de Paris**

S. CHARLÉTY

